LANE MEDICAL LIBRARY STANFORD
2 45 0380 1385

LANE

MEDICAL LIBRARY

LEVI COOPER LANE FUND

Digitized by the Internet Archive
in 2025

https://archive.org/details/handbuchdernorma0011abet

HANDBUCH DER NORMALEN UND PATHOLOGISCHEN PHYSIOLOGIE

MIT BERÜCKSICHTIGUNG DER EXPERIMENTELLEN PHARMAKOLOGIE

HERAUSGEGEBEN VON

A. BETHE · G. v. BERGMANN

G. EMBDEN · A. ELLINGER†

FRANKFURT A. M.

ELFTER BAND

RECEPTIONSORGANE I

(E/III. TANGORECEPTOREN · THERMORECEPTOREN
CHEMORECEPTOREN · PHONORECEPTOREN
STATORECEPTOREN)

BERLIN
VERLAG VON JULIUS SPRINGER
1926

RECEPTIONSORGANE I

TANGORECEPTOREN · THERMORECEPTOREN
CHEMORECEPTOREN · PHONORECEPTOREN
STATORECEPTOREN

BEARBEITET VON

W. v. BUDDENBROCK · M. H. FISCHER · M. v. FREY · K. v. FRISCH
M. GILDEMEISTER · A. GOLDSCHEIDER · K. GRAHE · H. HELD
H. HENNING · H. HERTER · F. B. HOFMANN · E. M. v. HORNBOSTEL
L. JOST · A. DE KLEYN · W. KOEHLER · W. KOLMER · A. KREIDL
W. KÜMMEL · R. MAGNUS · E. MANGOLD · T. MASUDA · H. RHESE
F. ROHRER · H. RUNGE · A. SEYBOLD · H. SIERP · E. v. SKRAMLIK
P. STARK · J. TEUFER · E. WAETZMANN
V. v. WEIZSAECKER · C. ZARNIKO

MIT 236 ABBILDUNGEN

BERLIN
VERLAG VON JULIUS SPRINGER
1926

ALLE RECHTE, INSBESONDERE DAS DER ÜBERSETZUNG
IN FREMDE SPRACHEN, VORBEHALTEN.
COPYRIGHT 1926 BY JULIUS SPRINGER IN BERLIN.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Vorbemerkung zu den Receptionsorganen (Band XI und XII) XV

Einleitung zur Physiologie der Sinne. Von Professor Dr. V. Freiherr v. Weizsaecker-Heidelberg 1

I. Geschichtliche Vorbemerkung. Begriff des Sinnlichen 2
II. Struktur und Funktion. Das psychophysische Problem 7
III. Die Schwellen 14
IV. Empfindungen und Empfindungsqualitäten 19
V. Empfindung und Reizstärke 28
VI. Räumliche Ordnungen 32
VII. Zeitliche Ordnungen 48
VIII. Die Sinneslehre als Aufgabe der Biologie 54

Tangoreceptoren.

Vergleichende Physiologie der Tangoreceptoren bei Tieren. Stereotaxis, Stereotropismus, Rheotaxis und Anemotaxis bei Tieren. Von Dr. K. Herter-Berlin. Mit 7 Abbildungen 68

1. Tangoreceptoren, Stereotaxis und Stereotropismus 68
2. Rheotaxis und Anemotaxis 80

Vergleichende Physiologie der Tangoreceptoren bei Pflanzen. Haptotropismus, Seismonastie, Traumatotropismus usw. bei Pflanzen. Von Professor Dr. P. Stark-Freiburg i. Br. 84

1. Berührungsreizbarkeit (Kontaktreizbarkeit) 84
2. Erschütterungsreizbarkeit 88
3. Die Wundreizbarkeit 90

Die Tangoreceptoren des Menschen. Von Professor Dr. M. v. Frey-Würzburg. Mit 8 Abbildungen 94

I. Die Tangoreceptoren der Haut und gewisser Schleimhäute 95
Bedingungen und Erscheinungen ihrer Reizung 95
1. Deformation 95
2. Deformationsgeschwindigkeit 96
3. Anpassung 97
4. Anstieg der Erregung 98
5. Reaktionszeiten 98
6. Reizflächen 99
7. Druckpunkte. Dichte derselben 100
8. Mittlere Schwellen der Druckpunkte 101
9. Erfolge kleinflächiger Reize 102
10. Empfänger, Übermittler, Empfinder 103
11. Energie der Schwellenreize 106
12. Schwirren (Vibrationsempfindung) durch adäquate und inadäquate Reize 107
13. Kitzel, und zwar oberflächlicher oder Hautkitzel 111
14. Unterschiedsschwellen 113
15. Räumliche Ordnung 115
16. Bewegungs- und Lagewahrnehmung 118

II. Die Tangoreceptoren der tiefen Gewebe 120
A. Kraftsinn (E. H. Weber) oder Muskelsinn (Ch. Bell) 120
17. Nachweis der Kraftempfindungen 120
18. Unterschiedsschwellen des Kraftsinns 121

Seite

19. Eigenart der Kraftempfindungen 123
20. Empfänger, Übermittler, Empfinder des Kraftsinns 125
B. Tiefer Drucksinn 126
III. Das Zusammenwirken der Sinneseinrichtungen 128

Thermoreceptoren.

I. Temperatursinn des Menschen. Von Geheimrat Professor Dr. A. Goldscheider-Berlin. Mit 6 Abbildungen 131
I. Receptorischer Apparat 131
a) Kälte- und Wärmepunkte 131
b) Untersuchungstechnik 132
c) Veränderung der Erregbarkeit der Temperaturpunkte 133
d) Bedeutung der Reizfläche 134
e) Unterschiede in dem Verhalten der Kälte- und Wärmenerven 135
f) Reizung mittels nichtadäquater Reizung 136
1. Mechanisch, elektrisch 136
2. Chemisch 136
3. Paradoxe Kälteempfindung 138
4. Paradoxe Wärmeempfindung 138
g) Einwirkung von Temperaturreizen auf die mechanosensiblen Nerven . 139
h) Reizbedingungen 140
i) Anatomisches Substrat 140
II. Temperaturempfindung 142
a) Zeitlicher Verlauf der Temperaturempfindung 142
b) Irradiation 142
c) Hitzeempfindung 143
d) Temperaturschmerz 145
e) Unterschiedsempfindlichkeit 146
f) Örtliches Unterscheidungsvermögen 147
g) Zeitliche Unterschiedsempfindlichkeit 147
h) Verbreitung des Temperatursinns 148
i) Reaktionszeiten 152
III. Theorie des Temperatursinns 153
a) Vorgang in der empfindlichen Nervenschicht 153
b) Adaptation 155
c) Temperatursinn und Nervenregeneration 160
IV. Pathologie des Temperatursinns 161

II. Die durch Temperaturunterschiede hervorgerufenen Bewegungen bei Pflanzen. Von Professor Dr. H. Sierp-München 165
I. Der Thermotropismus der Pflanzen 165
A. Umgrenzung des Begriffs Thermotropismus 165
B. Die Methoden zum Studium des Thermotropismus 166
C. Die thermotropische Reaktion der Keimwurzel 167
D. Die thermotropischen Reaktionen bei Sprossen 170
II. Thermotaxis bei Pflanzen 171

III. Thermotaxis und Hydrotaxis bei Tieren. Von Dr. K. Herter-Berlin. Mit 3 Abbildungen 173
1. Thermotaxis 173
2. Hydrotaxis 179

Schmerz.

Von Geheimrat Professor Dr. A. Goldscheider-Berlin. Mit 2 Abbildungen 181
I. Schmerzpunkte und Schmerzempfindung 181
Schwelle der Schmerzempfindung 187
Algesimetrie 188
Lage der schmerzleitenden Nerven in der Haut 188
Regionäre Schmerzempfindlichkeit der Haut 189
Tiefenschmerz 189
Schmerzqualitäten 190
Reizvorgang bei mechanischer Schmerzerregung 190
Reaktionszeit 191
Schmerzleitungsbahn 191
Wirkung der Schmerzreize auf den Organismus 192

Seite

II. Schmerztheorie 192
III. Viscerale Schmerzempfindlichkeit 193
Schmerzen der einzelnen Organe 196
IV. Schmerz in der Pathologie 198
Zentrale Schmerzen 198
Herabsetzung bzw. Aufhebung der Schmerzempfindlichkeit 199
Hyperalgesie 199
Verlangsamte Leitung der Schmerzempfindung 202
Lokalisation des Schmerzes bei Krankheiten 202

Chemoreceptoren.

I. Vergleichende Physiologie des Geruchs- und Geschmackssinnes. Von Professor Dr. K. v. Frisch-München. Mit 19 Abbildungen 203
Abgrenzung von Geruchs- und Geschmackssinn bei Tieren 203
Biologische Bedeutung des Geruchs- und Geschmackssinns 205
I. Wirbeltiere 209
1. Geruchs- und Geschmackssinn der landlebenden Wirbeltiere 209
2. Geruchs- und Geschmackssinn der wasserbewohnenden Wirbeltiere . . 213
3. Das Jacobsonsche Organ 221
II. Arthropoden 223
1. Landbewohner 223
a) Geruchssinn der Insekten 223
b) Geschmackssinn der Insekten 227
c) Spinnen und Tausendfüßler 229
2. Wasserbewohner. Chemorezeption der Krebse 230
III. Die „niederen Tiere“ 231
1. Mollusken 232
2. Echinodermen 235
3. Würmer 235
4. Cölenteraten 237
5. Protozoen 238

II. Chemotropismus, Chemonastie und Chemotaxie bei Pflanzen. Von Dr. A. Seybold-München. Mit 4 Abbildungen 240
Chemotropismus der Wurzel 243
Chemotropismus der Pilzhyphen 243
Chemotropismus der Pollenschläuche 244
Aerotropismus und Hydrotropismus 245
Chemonastie 246
Chemotaxien 248
Aerotaxis 249
Chemotaxie von Chloroplasten und Zellkernen 251

III. Der Geruchssinn beim Menschen. Von Geheimrat Professor Dr. F. B. Hofmann-Berlin. Mit 6 Abbildungen 253
1. Der periphere Riechmechanismus 253
a) Anatomische Vorbemerkungen 253
b) Zuleitung der Riechstoffe zum Rezeptionsapparat 254
c) Adäquate und inadäquate Reizung des Geruchsorgans 258
2. Riechschärfe und Geruchsstärke 259
a) Olfactometrie 259
b) Odorimetrie 264
c) Die Stärke des Geruchs 266
d) Erhöhung und Herabsetzung der Riechschärfe (Hyper-, Hypo- und Anosmien) 268
3. Die Geruchsqualität 270
a) Einteilung der Gerüche 270
b) Geruch und chemische Konstitution 275
c) Parosmie (Falschriechen) 280
d) Mischung von Gerüchen 284
e) Die Feinheit des Geruchssinns 286
f) Geruchskompensation 287
4. Nachdauer der Gerüche 288

Seite

5. Geruchsermüdung 288
6. Die Lokalisation des Geruchskomplexes 295
Bedeutung des Geruchssinns für den menschlichen Organismus (Geruchs- und Reaktionszeit) 296

Über die bei Anschwellung und Atrophie der Nasenschleimhaut auftretenden Geruchsstörungen. Von Professor Dr. C. Zarniko-Hamburg . 300

A. Anschwellung 300
B. Atrophie 304

IV. Physiologie des Geschmackssinnes. Von Professor Dr. E. v. Skramlik-Freiburg i. Br. Mit 10 Abbildungen 306

I. Der anatomische Bau des Geschmacksorganes 306
1. Das periphere Sinnesfeld 306
2. Die Geschmacksnerven 314
3. Das Geschmackszentrum 317
II. Die Reize für das Geschmackswerkzeug 318
III. Die Mechanik des Schmeckens 322
IV. Die physikalischen und chemischen Eigenschaften der schmeckbaren Stoffe 324
1. Die physikalischen Eigenschaften 325
2. Die chemischen Eigenschaften 325
A. Geschmacksähnlichkeit und chemische Zusammensetzung 326
B. Die geschmackgebenden Atomgruppen 329
V. Die Vorgänge an der peripheren Sinnesfläche 335
VI. Die Geschmacksempfindungen 344
1. Die Einwirkung der schmeckenden Substanzen auf die benachbarten Sinneswerkzeuge 346
2. Die Klassifikation der Geschmacksstoffe nach ihrer sinnlichen Wirkung 349
3. Die Erfolge bei Darbietung von Reizen, die nur auf den Geschmackssinn wirken 352
A. Die einheitlichen Empfindungen 352
B. Die Mischgeschmäcke 355
VII. Zur Theorie des Geschmackssinnes 367
VIII. Nachgeschmack, Umstimmung, Kontrast und Unterdrückungserscheinungen 370
1. Der Nachgeschmack 370
2. Die Umstimmung des Geschmacks 371
3. Der Kontrastgeschmack 373
4. Unterdrückungserscheinungen im Gebiete des Geschmackssinnes 374
IX. Die Leistungen der einzelnen Anteile des peripheren Sinnesfeldes 375
X. Grenzen der Wahrnehmung und Unterscheidung 380
1. Einfache Schwellen 380
A. Einfache Schwellen für das in der Mundhöhle befindliche Geschmacksorgan 380
B. Einfache Schwellen für Teile des in der Mundhöhle befindlichen Geschmacksorgans 387
C. Die Unterschiedsschwellen 388
XI. Anomalien des Geschmackssinnes. Toxische Einflüsse 389
XII. Die Lokalisation der Geschmacksempfindungen 391
XIII. Die zeitlichen Verhältnisse der Geschmacksempfindung 392
V. Psychologie der chemischen Sinne. Von Professor Dr. H. Henning-Danzig . . . 393
1. Der Komplexcharakter 395
2. Die Bestimmung der Qualitäten 397
3. Psychophysische Bestimmungen 400
4. Der Qualitätenwechsel 401
5. Eidetik und Reproduktionen 402
6. Die Gefühlswirkungen 404
7. Die Verschmelzung 404

Phonoreceptoren.

Das äußere und mittlere Ohr und ihre physiologischen Funktionen. Von Professor Dr. E. Mangold-Berlin. Mit 9 Abbildungen 406

A. Das äußere Ohr 406
I. Die Ohrmuschel 406
II. Der äußere Gehörgang 408

Seite

B. Das mittlere Ohr 410
I. Das Trommelfell 411
II. Die Gehörknöchelchen 415
III. Das runde Fenster 417
IV. Neuere Anschauungen über das Mittelohr als Schalleitungsapparat 418
V. Paukenhöhle und Tuba Eustachii 420
VI. Die Binnenmuskeln des Mittelohres 421
1. Tensor tympani 421
a) Willkürliche Kontraktionen des Tensor tympani 422
b) Reflektorische Kontraktionen des Tensor tympani 426
2. Musculus Stapedius 428
3. Physiologische Bedeutung der Binnenmuskeln 429
VII. Allgemeine und vergleichend-physiologische Betrachtungen über die Funktion des Mittelohres 431
C. Wege der Schalleitung 433

Die pathologische Physiologie des schalleitenden Apparates. Von Professor Dr. H. G. Runge-Jena. Mit 5 Abbildungen 436

A. Luftleitung 437
I. Äußeres Ohr 437
a) Ohrmuschel 437
b) Gehörgang 437
II. Mittelohr 439
a) Trommelfell 439
b) Paukenhöhle 440
c) Gehörknöchelchen 441
d) Rundes Fenster 445
e) Verschluß beider Fensternischen 446
B. Knochenleitung (Gewebeleitung) 447
I. Schädelresonanz 447
II. Knorpelleitung der Ohrmuschel 448
III. Gehörgang und Mittelohr 449
C. Folgerungen für die Anschauungen über das Hören 454
I. In Luftleitung 454
II. Bei Knochenleitung 457
D. Einwirkung pathologischer Prozesse des Mittelohrs auf die Nachbarorgane 461
I. Gesichtsmuskulatur 462
II. Gaumen 463
III. Geschmack 463
IV. Speichelsekretion 464
V. Auge 464
VI. Psyche 466

Die Cochlea der Säuger und der Vögel, ihre Entwicklung und ihr Bau. Von Professor Dr. H. Held-Leipzig. Mit 39 Abbildungen 467

I. Historische Einleitung 467
II. Entwicklung des Gehörlabyrinthes 469
III. Differenzierung des Ductus cochlearis 471
Membrana tectoria 471
Entwicklung der Zellen des Cortischen Organs 476
IV. Cochlea und Ductus cochlearis der Säuger 478
Querschnittsbild des Ductus cochlearis der Säuger 484
Bau der Membrana basilaris (Claudius) 487
V. Cochlea und Ductus cochlearis der Vögel 489
VI. Papilla acustica basilaris der Vögel 496
VII. Cortisches Organ der Säugetiere 499
Stützapparat der Haarzellen 507
Phalangenzellen und Grenzzellen (Held) 511
Architektonik des Stützapparates 518
VIII. Zur Theorie des Gehörorgans 526

Hörschwellen und Hörgrenzen. Von Professor Dr. M. Gildemeister-Leipzig. Mit 2 Abbildungen 535

Die Schwellenwerte bei verschiedener Frequenz 535
Die Technik der Schwellenuntersuchungen 536
Weitere Untersuchungen über die Hörschwellen 540

Seite

Die Schwellenenergie des Gehörorgans 540
Vergleich der Schwellenwerte des Ohres mit denen anderer Sinnesorgane . 541
Das graphische Hörfeld (Gildemeister) oder die Hörempfindungsfläche (Wegel) 541
Die Bedeutung der Schwellen- und Grenzuntersuchungen für die Physiologie und Pathologie 545

Hörprüfungen bei Normalen und Kranken. Von Dr. J. Teufer-Leipzig 547
Die Hörprüfung mit der Sprache 548
Die Bestimmung der oberen und unteren Hörgrenze 552
Die Hörprüfung mit der „kontinuierlichen Tonreihe“ 554
Die Hörprüfung mit Geräuschen 557
Die Prüfung der Kopfknochenleitung 557
a) Der Webersche Versuch 558
b) Der Rinnesche Versuch 559
c) Der Schwabachsche Versuch 560
d) Der Gellesche Versuch 560
Die Aufzeichnung der Hörprüfergebnisse 561
Der Nachweis ein- und doppelseitiger Taubheit 561

Ton, Klang und sekundäre Klangerscheinungen. Von Professor Dr. E. Waetzmann-Breslau. Mit 15 Abbildungen 563
I. Ton und Klang 563
1. Vorbemerkung 563
2. Die Zuleitung des Schalles zum Innenohr 563
3. Schwellenwerte 565
4. Klanganalyse 568
5. Klangfarbe und Phase 569
II. Sekundäre Klangerscheinungen 570
A. Schwebungen 570
1. Die physikalischen Merkmale von Schwebungskurven 570
a) Gleiche Amplituden der Primärschwingungen 570
b) Ungleiche Amplituden der Primärschwingungen 573
2. Das Zustandekommen der Schwebungen im Ohre 575
a) Einfluß der Dämpfung der Ohrresonatoren 575
b) Zahl der hörbaren Schwebungen 576
c) Tonhöhe 577
d) Dichotische Schwebungen 578
B. Kombinationstöne 579
1. Was man hört 579
2. Die R. Königsche Theorie 580
3. Die Helmholtzsche Theorie und verwandte Theorien 581
a) Die Helmholtzsche Theorie der gestörten Superposition 581
b) Die Helmholtzsche Theorie und die Tatsachen des Hörens . . 583
c) Erweiterung des Helmholtzschen Ansatzes 585
d) Kombinationstöne als Teile des Schalldruckes 586
4. Kombinationsschwingungen außerhalb des Ohres 588
a) Kombinationstöne erster Art 588
b) Verschiedene Fälle von Kombinationstönen zweiter Art 589
c) Kombinationstöne im Mikrophon-Telephonkreis 590
d) Kombinationstöne zweiter Art an einseitig belasteten Gummihäuten (unsymmetrischen Membranen) 592
5. Grundlegung einer verbesserten Theorie 595
C. Variationstöne 596
1. Grundlegende Beobachtungen und allgemeine Theorie 596
2. Spezialfälle 598

Das räumliche Hören. Von Professor Dr. E. M. v. Hornbostel-Berlin. Mit 3 Abbildungen 602
Hörraum 602
Wahrnehmung der Schallrichtung 602
Wahrnehmung der Schallentfernung 616

Pathologische Physiologie des Labyrinths und der Cochlearisbahn. Von Professor Dr. H. Rhese-Königsberg 618
I. Die Erkrankungen der Labyrinthmembranen 618

Seite

Die Funktionsstörungen des schallempfindenden Apparates bei den Erkrankungen der Labyrinthmembranen 622
II. Die Erkrankungen des peripheren Neurons 632
Die Funktionsstörungen bei den Erkrankungen des peripheren Neurons 641
III. Die Stammerkrankungen 650
Die Funktionsstörungen bei den Stammerkrankungen 653
IV. Die Erkrankungen der zentralen Hörbahn 656

Hörtheorien. Von Professor Dr. E. Waetzmann-Breslau. Mit 11 Abbildungen . . 667
I. Vorbemerkungen 667
1. Problemstellung 667
2. Anatomisch-physiologisches 668
3. Akustisches 671
II. Die Resonanztheorie 672
1. Mathematisch-physikalische Grundlagen 672
2. Die Basilarmembran als Resonatorenapparat 672
3. Spezifische Energien 675
4. Die Bewegungen der Labyrinthflüssigkeit 676
5. Die physikalischen Eigenschaften der Ohrresonatoren 679
6. Zusammenfassung 684
III. Hörtheorien, die nicht auf Resonanz beruhen 686
1. Grundsätzliche Feststellungen 686
2. Die Theorie von C. H. Hurst 686
3. Die Theorien von P. Bonnier, E. ter Kuile und Max Meyer . . 689
4. Die Schallbildertheorie von Ewald 695
5. Zusammenfassung 699

Psychologie der Gehörserscheinungen. Von Professor Dr. E. M. v. Hornbostel-Berlin. Mit 1 Abbildung 701
Wahrnehmung und Empfindung. Gegenständlichkeit 701
Geräusch und Ton 703
Schallfarbe 704
Helligkeit 706
Bewegung. Höhe. Distanz 707
Ausdehnung. Gewicht. Dichte 708
Vokalität 709
Tonigkeit 711
Tonverwandtschaft. Intervall 714
Konsonanz 717
Historisch-Kritisches 723
Lautheit 728
Terminologie 730

Die Pharmakologie und Toxikologie des Ohres. Von Professor Dr. H. Rhese-Königsberg i. Pr. 730
I. Heilmittel des Ohres 732
II. Stoffe, die das Ohr schädigen können, ohne zur Zeit als Heilmittel des Ohres zu gelten 737

Labyrinthneurosen. Von Geheimrat Professor Dr. W. Kümmel-Heidelberg 739

Psychogene Hörstörungen. Von Geheimrat Professor Dr. W. Kümmel-Heidelberg 744

Vergleichende Physiologie des Gehörs. Von Professor Dr. A. Kreidl-Wien . . . 754
Einleitung 754
Stand der Frage 1912 756
Neue Untersuchungen 761

Statoreceptoren.

Bau der statischen Organe. Von Professor Dr. W. Kolmer-Wien. Mit 22 Abbildungen 767
A. Allgemeines 767
B. Bei Wirbellosen 768
C. Bei Wirbeltieren 777
Organe mit zweifelhafter statisch-dynamischer Funktion bei Wirbeltieren . 789

Seite

Die Funktion der statischen Organe bei wirbellosen Tieren. Von Professor Dr. W. v. Buddenbrock-Kiel. Mit 2 Abbildungen 791

Die Funktion des Vestibularapparates (der Bogengänge und Otolithen) bei Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln. Von Professor Dr. M. H. Fischer-Prag. Mit 31 Abbildungen 797

I. Allgemeine Vorbemerkungen 797

II. Fische 799

A. Anatomische Vorbemerkung 799

B. Funktionen des Vestibularapparates 803

1. Dynamische Effekte, Reflexe und Duktionen (passive Bewegungen) 803

a) Reflexe bei Zirkularduktionen (passive Rotationen) 803

b) Reflexe bei Linearduktionen (Progressivbewegungen) 807

2. Effekte inadäquater Reizungen 807

a) Reflexe bei thermischen Beeinflussungen 807

b) Reflexe bei elektrischen Reizungen 808

c) Reflexe bei mechanischen Reizungen am Bogengangsapparat . . 808

3. Gravitations-(Schwerkrafts-)Effekte. Reflexe der Lage oder Haltung (statische Reflexe) 811

4. Effekte operativer Eingriffe 817

III. Amphibien und Reptilien 821

A. Anatomische Vorbemerkungen 821

B. Funktionen des Vestibularapparates 822

1. Dynamische Effekte. Reflexe auf „Duktionen", passive Bewegungen 822

2. Effekte inadäquater Reizungen 831

3. Gravitations-(Schwerkrafts-)Effekte. Reflexe der Lage oder Haltung (statische Reflexe) 831

4. Effekte operativer Eingriffe 834

IV. Vögel 840

A. Anatomische Vorbemerkungen 840

B. Funktionen des Vestibularapparates 841

1. Dynamische Effekte. Reflexe auf Duktionen (passive Bewegungen) 841

2. Effekte inadäquater Reizungen 848

3. Gravitations-(Schwerkrafts-)Effekt 857

4. Effekte operativer Eingriffe 859

V. Folgerungen 865

Funktion des Bogengangs- und Otolithenapparats bei Säugern. Von Professor Dr. R. Magnus und Privatdozent Dr. A. de Kleyn-Utrecht. Mit 2 Abbildungen 868

Einteilung der Labyrinthreflexe 869

Nomenklatur 869

A. Bewegungsreflexe (Bogengangsreflexe) 870

1. Drehreaktionen und -nachreaktionen (bzw. Nystagmus) auf Winkelbeschleunigung 870

a) Auf die Augen 870

b) Kopfdrehreaktionen und Kopfdrehnystagmus 877

c) Drehreaktionen auf das Becken und die Extremitäten 880

2. Reaktionen auf Progressivbewegungen 882

B. Reflexe der Reizung 886

1. Reflexe nach thermischer Reizung 886

2. Reflexe nach galvanischer Reizung 891

C. Reflexe der Lage (Otolithenreflexe) 892

1. Tonische Reflexe auf die Körpermuskulatur (Haltungsreflexe) . . . 893

a) Tonische Labyrinthreflexe auf die Extremitätenmuskeln 893

b) Tonische Labyrinthreflexe auf den Hals (und den Rumpf) . . . 895

2. Labyrinthstellreflexe 896

3. Kompensatorische Augenstellungen 897

a) Raddrehungen der Augen 899

b) Vertikalabweichungen der Augen 901

Die Funktion des Bogengangsapparates und der Statolithen beim Menschen. Von Privatdozent Dr. K. Grahe-Frankfurt a. M. Mit 11 Abbildungen 909

Einleitung 909

Allgemeine Bedeutung des Vestibularapparates 911

Seite

Adäquate Reize 913
I. Bewegungsreaktionen 913
A. Drehbewegungen 913
1. Drehbewegungsempfindungen 913
a) Die Scheinbewegung der Umgebung 914
b) Die Scheindrehung des eigenen Körpers 916
c) Der Tastschwindel 922
d) Änderung der Vertikalempfindung 923
e) Andere subjektive Reaktionen 924
2. Drehreaktionen auf die Augen 925
a) Nystagmus während der Drehung 925
b) Der Drehnachnystagmus 930
c) Der Nachnystagmus bei Drehungen in verschiedenen Kopfstellungen 934
d) Kopfdrehungen in anderen Ebenen 936
e) Das Verhältnis von Drehnachnystagmus und Empfindung . . . 936
3. Drehreaktionen auf den Körper 937
a) Drehreaktionen auf den Kopf 939
b) Drehreaktionen auf die Arme 941
c) Drehreaktionen des Rumpfes 951
4. Weitere Reaktionen bei Drehung 954
B. Geradlinige Bewegung 955
II. Lagereaktionen 956
1. Lageempfindungen 956
2. Lagereaktionen auf die Augen 962
3. Lagereaktionen auf den Kopf 964
4. Lagereaktionen auf die Arme 964
5. Standsicherheit des Körpers 966
Inadäquate Reize 966
I. Kalorische Reizung 966
Methodik 967
1. Subjektive Reaktionen 969
2. Augenreaktionen 970
3. Körperreflexe 976
4. Weitere Reaktionen bei Spülreizung 978
II. Galvanische Reizung 979
Methodik 979
1. Der galvanische Schwindel 979
2. Galvanischer Nystagmus 980
3. Galvanische Körperreaktionen 981
Schlußbemerkung 984

Physikalische Vorgänge im Bogengangsapparat und Statolithenapparat. Von Privatdozent Dr. F. Rohrer-Zürich und Dr. T. Masuda-Tokyo. Mit 4 Abbildungen 985
I. Einleitung 985
II. Die Einzelbedingungen des mechanischen Vorganges im Bogengang . . . 987
a) Physikalische Eigenschaften der Bogengangsflüssigkeit 987
b) Physikalische Verhältnisse der Endolymphströmung 987
1. Thermische Strömung 987
2. Rotatorische Trägheitsströmung 988
A. Strömungsgesetz 988
B. Beobachtung an Modellen 989
C. Anwendung auf den Bogengang 991
c) Elastische Vorgänge im Bogengangsapparat 993
III. Der Gesamtverlauf des mechanischen Vorganges im Bogengangsapparat unter verschiedenen Bedingungen 997
a) Annahme aperiodischer Cupulabewegung 997
b) Annahme nicht vollständig aperiodischer Cupulabewegung 998
IV. Physikalische Vorgänge im Bogengangsapparat bei galvanischer Reizung . 1000
V. Physikalische Verhältnisse der Vorhofsotolithen 1000

Theorie über die Funktion der Bogengangs- und Otolithenapparate bei Säugern. Von Professor Dr. R. Magnus und Privatdozent Dr. A. de Kleyn-Utrecht . . 1002

Seite

Theorie der Funktion des Bogengangsapparates 1004
Theorie über die Funktion der Otolithenapparate 1008
Tonische Labyrinthreflexe auf die Körpermuskeln 1009
a) Auf die Extremitäten 1009
b) Auf die Halsmuskeln 1010
Labyrinthreflexe 1010
a) Asymmetrische Labyrinthreflexe 1010
b) „Symmetrische" Labyrinthreflexe 1011
Kompensatorische Augenstellungen 1011
Vertikalabweichungen 1011
Raddrehungen 1012
Über den Erregungszustand der Otolithenmaculae und Bogengangscristae 1013

Anhang.

Geotropismus bei Pflanzen. Von Professor Dr. L. Jost-Heidelberg. Mit 4 Abbildungen 1015
1. Die Schwerkraft. Ursache der geotropischen Krümmung 1016
2. Reizdauer 1017
3. Intensität des Reizes 1018
4. Richtung des Reizes 1018
5. Analyse des Reizvorganges 1019
6. Plagiotrope Organe 1023

Geotropismus bei Tieren ohne statische Apparate.
Von Professor Dr. W. v. Buddenbrock-Kiel. Mit 2 Abbildungen 1024

Galvanotaxis. Von Professor Dr. O. Koehler-Königsberg i. Pr. Mit 5 Abbildungen 1027
Technik 1029
Nichtzellige und Einzellige 1030
Spezielles über das Verhalten im Paramaecium 1033
Theoretisches zur Galvanotaxis der Protozoen 1036
Galvanotaxis und Reaktionen auf andere Reize 1043
Vielzellige 1044
Allgemeine Tatsachenübersicht 1045
Spezielles über das Verhalten an Krebsen und Wirbeltieren 1047

Sachverzeichnis 1050

Berichtigung.

In Abbildung 52 auf S. 262 sind bei der n-Buttersäure sämtliche Zahlen um eine Zehnerpotenz zu erhöhen. Statt 0,011 ist daher zu setzen 0,11 usf. Auch in Tabelle 3 auf S. 265 ist für n-Buttersäure nach Mitsumoto der Durchschnittswert von 0,17 einzusetzen statt 0,017.

Vorbemerkung zu Band XI und XII.

Wir haben diesen beiden Bänden den Titel „*Receptionsorgane*“ gegeben. Damit weichen wir von der auch jetzt noch in den meisten Lehr- und Handbüchern üblichen Nomenklatur ab, welche die hier behandelten Wissensgebiete unter der althergebrachten Bezeichnung „Sinnesorgane“ oder „Sinneswerkzeuge“ führt, und folgen einer Nomenklatur, welche schon vor längerer Zeit von Beer, Bethe und v. Uexküll[1]) eingeführt wurde und in die Literatur vielfach Eingang gefunden hat.

In einem Buch, das im wesentlichen den Menschen zum Objekt der Beschreibung wählt, mag die alte Bezeichnung noch am Platze sein, wenngleich ja auch der Mensch über reizaufnehmende Organe verfügt, deren Erregungen nie oder nur in Ausnahmefällen „in den Sinn gehen“, d. h. zum Bewußtsein gelangen. Da das vorliegende Werk seinen Gesichtskreis weit über den Menschen hinaus auch auf solche Lebewesen ausdehnt, über deren subjektive Empfindungen keinerlei sichere Aussagen gemacht werden können, so schien es angebracht, die subjektivierende Nomenklatur durch die vorgeschlagene objektivierende nach Möglichkeit zu ersetzen. Dementsprechend sind auch die Bezeichnungen der Hauptabschnitte gewählt („Tangoreceptoren“ statt „Druckempfindungsorgane“, „Chemoreceptoren“ statt „Geruchs- und Geschmacksorgane“, „Photoreceptoren“ statt „Sehorgane“ usw.).

Die objektivierende Nomenklatur läßt sich, wie der Inhalt zeigt, jedoch nicht schematisch durchführen und ist überall dort zwecklos und weitläufig, wo nur vom Menschen und seinen auf subjektiven Empfindungen basierenden Aussagen die Rede ist. So mußten wir z. B. das Wort „Schmerz“ in der Überschrift des betreffenden Abschnittes beibehalten.

Von einem besonderen Kapitel, das einleitend die Receptionsorgane ganz im allgemeinen behandelt, ist abgesehen worden, weil die wissenschaftliche Literatur über diese allgemeinsten Fragen recht spärlich ist. Wir sind uns wohl bewußt, daß hier eine Lücke unausgefüllt geblieben ist, denn es wäre vielleicht von verschiedenen Gesichtspunkten aus manches zu diesem spröden Stoff zu sagen gewesen. Dagegen haben wir es für notwendig erachtet, den psychologischen Grundphänomenen der eigentlichen „Sinnesempfindungen“ ein besonderes, allgemeines Kapitel zu widmen und dieses an den Anfang zu setzen.

A. Bethe · G. v. Bergmann · G. Embden.

---

[1]) Bethe, A.: Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 50, S. 492. 1897 u. Th. Beer, A. Bethe und J. v. Uexküll: Biol. Zentralbl. Bd. 29, S. 517. 1899.

Einleitung zur Physiologie der Sinne[1]).

Von

V. Freiherr v. Weizsaecker

Heidelberg.

> Diejenigen aber, welche glaubten, daß nichts von alledem von der Einwirkung der Götter abhängig sei, sondern alles Sache der menschlichen Einsicht sei, hielt er für verrückt; für verrückt aber auch diejenigen, welche Weissagungen in solchen Dingen haben wollten, welche die Götter den Menschen zur Erlernung und Beurteilung übergeben hätten.
> (Xenophons Erinnerungen an Sokrates.)

Zusammenfassende Darstellungen und Quellen.

Goethe: Farbenlehre. 1810. — Purkinje: Beobachtungen und Versuche zur Physiologie der Sinne. 1. Prag 1823, 2. Berlin 1825. — Müller, Joh.: Zur Physiologie des Gesichtssinnes. Leipzig 1826. — Müller, Joh.: Handb. d. Physiol. d. Menschen 2. Fünftes Buch. Coblenz 1838. — Weber, E. H.: Der Tastsinn und das Gemeingefühl. Wagners Handwörterb. d. Physiol. III, 2. 1846. Dass. in Ostwalds Klassikern, herausgeg. v. E. Hering. — Lotze: Medizinische Psychologie. 1842, 1847. — Lotze: Mikrokosmos. 2. Aufl. 1869. — Fechner: Elemente der Psychophysik. 1860. Herausgeg. v. Wundt 1889. — Helmholtz: Physiologische Optik. 1856—1866. 3. Aufl. herausgeg. v. Joh. v. Kries 1910. — Helmholtz: Die Tonempfindungen. 1862. — Wundt: Menschen und Tierseele. 1863. — Wundt: Grundzüge der physiologischen Psychologie. 1. Aufl. 1874. — Müller, G. E.: Zur Grundlegung der Psychophysik. 1878. — Müller, G. E.: Ergebn. d. Physiol. Bd. 2, 2. 1903. — Mach: Analyse der Empfindungen. 1. Aufl. 1885, 8. Aufl. 1919. — Avenarius: Philosophie als Denken der Welt nach dem Prinzip des kleinsten Kraftmaßes. 1876. — Avenarius: Der menschliche Weltbegriff. — Hering, E.: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. mathem.-naturw. Kl. 1874ff. — Hering, E.: Hermanns Handb. — Hering, E.: Gräfe-Sämischs Handb. d. Augenheilk. 1905. — v. Kries: Arch. f. Physiol. 1878ff. — v. Kries: Nagels Handb. d. Physiol. Bd. III, S. 16 u. 109. — v. Kries: In Helmholtz' Physiol. Optik. Bd. 3. 3. Aufl. 1910. — v. Kries: Logik. Tübingen 1916. — v. Kries: Allgemeine Sinnesphysiologie. Leipzig 1923. — Nagel: Nagels Handb. d. Physiol. d. Menschen Bd. III, S. 1. 1905.

[1]) Dieser Versuch einer Einleitung zur Physiologie der Sinne hat nicht die Aufgabe, ein bestimmtes Wissensgut zu übermitteln, sondern einige Probleme aufzuwerfen, deren lebendiger Prozeß von jeher die positiven Wissenschaften weitertreibt. Es wird nicht erörtert, wie gewisse physiologische Fragen zu beantworten, sondern wie sie zu stellen seien. Eine allgemeine insbesondere psychophysiologische Methodenlehre liegt indes gleichfalls nicht im Rahmen dieser kurzen Abhandlung und nicht dieses ganzen Werkes. Bedenklicher ist vielleicht, daß eine große Anzahl von sachlichen Fragen der Sinnesphysiologie, welche in ihren speziellen Kapiteln meist wenig erörtert werden, weil sie allen Sinnesgebieten mehr oder weniger gemeinsam sind, hier ebenfalls nur gestreift werden konnten. Für sie möchte ich ganz besonders auf die „Allgemeine Sinnesphysiologie" von J. v. Kries hinweisen, welche vielleicht der Anlaß sein wird, künftig ein eigenes Wissensgebiet abzusondern, dessen Darstellung der speziellen Sinnesphysiologie aber wohl besser nachfolgt als vorausgeht. Dieses Werk behandelt aber auch die meisten der hier aufgerollten Probleme ausführlicher und hat

I. Geschichtliche Vorbemerkung. Begriff des Sinnlichen.

Das auszeichnende Vorrecht, in den verschiedensten Wissenschaften gehört zu werden und mit ihnen nahe verbunden zu sein, kann die physiologische Sinneslehre nur bewahren, wenn sie immer neu denjenigen Antrieben nachgeht, welche zu ihrer eigenen Entstehung geführt haben. Diese Antriebe sind bedeutende und mit der Menschengeschichte sichtbar verknüpfte. Die Entstehung der Brille und die der Malerei bezeichnen zwei schöpferische Richtungen, welche ein deutliches Bewußtsein des Sinnes und ein eigentümlich abgesondertes Handeln mit dem Sinne einschließen. Aber die besondere Wissenschaft der Sinnesphysiologie scheint überall dort erst zu entstehen, wo die naturwissenschaftliche Objektivität zusammentrifft mit einer Fähigkeit, sich eben von ihr auch wieder zu distanzieren. Naturwissenschaftlich objektiv sind wir dort, wo wir sinnliche Beobachtungen kritisieren — weil sie ja trügen können (so Kopernikus, wenn er zeigt, nicht die Sonne, sondern die Erde bewege sich in Wahrheit). Wenn wir aber solchen Trug als durch unsere eigene Sinnestätigkeit bewirkt begreifen lernen und so wieder legitimieren, wenn wir mit Purkinje in den Sinnes*täuschungen* Gesichts*wahrheiten* erkennen, so ist die Stunde der Sinnesphysiologie angebrochen. Indem sie das Sinnesorgan als ein Werkzeug der Wahrnehmung begreift, kehrt sie zur Wahrheit der Sinne zurück und läßt neben der objektiv und ganz für sich bestehenden Natur auch die wieder gelten, welche wir sinnlich erleben. Diese lehrt sie jetzt begreifen und sie tut damit einen Schritt in eine neue Sphäre, ja einen Sprung in eine neue Tiefe der Erkenntnis. Sinnesphysiologie setzt daher, soll sie eine Lehre von den Sinnen und nicht bloß eine Mechanik ihrer Organe sein, gegenüber Physik eine besondere Fähigkeit voraus, nicht allein mit den Sinnen etwas wahrzunehmen, sondern überdies Sinnliches mit Bewußtsein als solches zu erleben. Erst dann vermögen die mannigfachen geistigen Operationen einzusetzen, welche die wissenschaftliche Forschung von einer beliebigen Aussage über die Dinge unterscheiden.

Als eine echte sinnesphysiologische Theorie erscheint so die denkwürdige des Platon[1]), welcher das Sehen dadurch entstehen läßt, daß ein dem Auge entströmender feuerähnlicher Sehstrahl mit dem wesensverwandten Lichte sich verbinde, so daß die gemeinsame Wirkung bis in die Seele dringe. Das objektive Sein der Außendinge wirkt mit der Tätigkeit der Organe zusammen und so entsteht das Sehen. Dieser Typus einer physiologischen Theorie setzt also die Selbständigkeit einer Umwelt ebensosehr voraus, wie die Mitwirkung eines Organes, wenn diese Umwelt nicht etwa bloß gedacht, sondern gesehen werden

mir, wie leicht zu bemerken, in vieler Hinsicht als Leitlinie und Ausgangspunkt gedient. Es bedeutet keine Einschränkung meiner Wertschätzung dieses unübertroffenen hochbedeutenden Buches, wenn meine abweichende Grundauffassung auch zu einigen kritischen Auseinandersetzungen führen mußte. Damit ist auch gegeben, daß nach der Natur der Sache hier ein persönlicher Standpunkt stärker hervortritt, als dies bei allen rein stofflichen Darstellungen gestattet wäre. Endlich ist hier das Problem, wie äußere Vorgänge als Reize auf die Receptoren überhaupt wirken können und wie diese Empfänger für gewisse Reizarten spezifisch angepaßt sind, nicht einbezogen. Die dabei erfolgenden Transformationen können natürlich ganz unabhängig von der Frage des Empfindens und Wahrnehmens betrachtet werden und gehören dann nicht mehr zur Sinneslehre als etwa die Aktionsströme als solche. Auch ist andererseits die Physiologie der Reflexe ein Beispiel, daß man die Erregung der Receptoren und das was darauf folgt auch unter ganz anderem Gesichtspunkt betrachten kann als dem der Sinnlichkeit. — Die Sinneslehre kann heute auch tierexperimentell bearbeitet werden, und es gelten die grundsätzlichen Erwägungen der Darstellung voraussichtlich auch für Tiere. Aber ihre Umformung für besondere nichtmenschliche Verhältnisse würde selbstverständlich eine besondere Arbeit erfordern, die hier nicht in Frage kam.

[1]) Timaios. Vgl. Theätet, Kap. X—XII.

soll. Um dieser letzteren Einsicht willen ist die Sinnesphysiologie gegenüber der Physik die um einen Grad weniger unmittelbare Wissenschaft, wie sie dieser auch nachzufolgen pflegt. Um dieser Mittelbarkeit willen entsteht mit ihr von alters her der kritische, ja skeptische Zweifel, ob wir überhaupt irgend etwas von den Dingen um uns so zu erkennen vermöchten, wie es wirklich ist. Denn nicht allein machen Astronomie und Physik klar, daß die Sinne uns oft täuschen, sondern darüber hinaus scheint die Physiologie der Sinne zu lehren, alles durch die Sinne wahrgenommene sei nichts als ein Produkt unserer eigenen Organe. So kann der übermütige Glaube entstehen, der Mensch sei das Maß aller Dinge. Und die Philosophie scheint dieses zu bekräftigen, indem sie nicht allein von der sinnlichen, sondern von aller Erkenntnis behauptet, daß das Ich ihr sein Gesetz vorschreibe. Wem diese Einsicht einen Verlust der Naivität bedeutete, dem mußte sie doch ein Gewinn an Erkenntnis sein: die Welt, die ich sehe, ist nicht die Welt, wie sie für sich ist, sondern sie ist nur „meine Vorstellung". — Mit dieser Prägung hat Schopenhauer dem kritischen Gedanken Kants eine halbpsychologische Wendung gegeben und er hat vielen die Auffassung ermöglicht: was draußen schien, ist in Wahrheit im Innern der Seele. Was als Aussage über die Dinge nicht mehr gilt, das ist doch legitim als Aussage über meine Bewußtseinsinhalte, wie z. B. Empfindungen und Wahrnehmungen. So geht aus der Transzendentalphilosophie die Immanenzphilosophie und aus dieser durch immer weitere Annäherung der Begriffe Bewußtsein und Seele ein Psychologismus, ja ein Panpsychismus (Avenarius, Mach) hervor. Auf solche Weise scheint die Wissenschaft durch eine zwar abstruse Folgerung doch wenigstens der Klippe der völligen Skepsis zu entrinnen. Allein diese Beruhigung bei einer Nur-Subjektivität der sinnlichen Dinge wird doch in jedem Augenblicke des natürlichen Lebens neu gestört durch die unbesiegliche Kraft, mit der die Außenwelt, Dinge wie Menschen, sich in der sinnlichen Wahrnehmung mit *ihrer* lebendigen Realität durchsetzen. Reflexionslos und unmittelbar zwingend geschieht dies und Kräfte des Unbewußten scheinen wie in der sittlichen Welt des Willens, so auch hier sich siegreich zu behaupten. Praktisch erscheint jene Bewußtseinsimmanenz zerstört, die theoretisch errungen war. So führt jene kritische Philosophie die Metaphysik einer Welt als Wille oder als Unbewußtes wie einen düsteren Schatten mit sich. Und ebenso versucht der Geist von der sinnesphysiologischen Theorie zurückzukehren zu der vortheoretischen Position: zu der ursprünglichen Wahrheit der Sinne, zu der Wahrnehmung dessen, was in der Welt wirklich da ist.

Diese Rückkehr erfolgt in Zeiten wissenschaftlicher Blüte unter Kampf und Protest. Goethes Haltung ist bestimmt durch diesen Kampf gegen eine Bewegung, die freilich in Newton schon richtungbestimmt war, deren nahende volle Entfaltung er aber mehr vorfühlte, als ganz schon erlebte. Seine Stellung am Ursprung der Epoche moderner Sinnesphysiologie ist aber darum so besonders lehrreich, weil eben sein Protest vor allem jenes neue Erkenntnisorgan entwickelt hat. Denn er gerade hat Purkinje, Joh. Müller, Fechner, Helmholtz und alle anderen gelehrt, nicht das zu sehen, *was* man sieht, sondern das zu sehen, was man rein *sieht;* nicht einen „Schatten", eine „Ferne" zu sehen, sondern (mit dem Maler) das Blaue „des" Schattens „der" Ferne. Diese κατ' ἐξοχήν sinnliche Einstellung im Wahrnehmen mußte und konnte indes nicht eine Rückkehr zur einfachen Naivität sein; den einmal erwachten Zweifel, die einmal rege Reflexion kann sie nicht ungeschehen machen. So wird auch Goethe in seinem Kampfe gegen Newton trotz der entschiedenen Rückkehr zum sinnlichen Phänomen unvermeidlich zu den Mitteln der rationalen Objektivität weitergetrieben: zu Experiment und Theorie. Beide führen ihn wider seinen Willen doch auch *hinter* das Phänomen. Aber beide sind die Merkmale

der ihm verhaßten Form der konstruierenden Naturwissenschaft, der Analysis. So führt Goethe (gegen Newton im Unrecht und für sich selbst doch im Recht) im Kampfe mit sich selbst die Kinder seines Hasses ans Licht und trägt eben dadurch, daß er das Bemerken auf die sinnlichen Phänomene hinlenkt, noch mehr als sein Gegner zur Entwicklung der physiologischen Theorie bei. Denn er hat den Gebrauch des Auges selbst neu entfaltet.

Trotzdem ist diese unwillkürliche Wirkung Goethes nur dialektisch bedingt und sie ist nicht die echte und wahrhafte seines großen Werkes über die Farben und seiner Persönlichkeit. Nicht eine Theorie war sein Ziel, sondern im neuen Sehen *ein unendlich Lebendiges zu fassen* sein einziges Streben. Goethe benutzt den Versuch nicht, um zur Theorie der Erscheinung, sondern um zu ihrem Urbild zu gelangen: zum *Urphänomen*. Daher ist ihm der einzelne Versuch nichts; er kennt nicht den „Fundamentalversuch" der Physiker. Sondern auf die Vermannigfaltigung der Versuche kommt alles an, und nur viele solcher verschiedener Versuche ergeben ein Gesamtbild und damit eine Art von höherer Erfahrung. Dieses unendlich Lebendige, im Urphänomen wie in einer Art höheren Erfahrung angeschaut, ist das Endziel seiner nicht auf Beherrschung und Erklärung der Natur, sondern auf Klarheit, Reife, Weisheit, Wahrheit und *Wesen* ausgehenden Arbeit. Hat diese in ihren Widersprüchen zwischen Absicht und Ergebnis, Methode und Ziel ihre innere Tragik, so ist sie doch heute und künftig ein ungeheures Beispiel einer anderen (und gewiß niemals verspäteten) Möglichkeit der Wissenschaft; einer anderen als der, welche ihm, oft mißverstanden, in Newtons Gestalt gegenüberzutreten schien. Denn es ist auch seit Goethe zweifelhaft geblieben, ob die Lehre von den Sinnen nicht einem Phantom nachjage, wenn sie eine *Theorie* der Farben, eine Theorie ihrer Wahrnehmung sucht. Ihre Erfolge würden jedenfalls, käme es hierauf allein an, klägliche genannt werden müssen. Betrachtet man sie aber als eine an Gehalt, Mannigfaltigkeit und doch wieder Einheit sich steigernde Natur*erfahrung*, so erscheint ihr Bemühen als kein verlorenes.

Goethe hat, ganz den *Inhalten* der Wahrnehmung zugewandt, eine physiologische Theorie, wie sie für uns entstehen, nicht gesucht. Er konnte, da er die Farben für eine objektive Realität hielt, kaum auf den Gedanken kommen, sie seien *nur* ein Produkt einer physiologischen Tätigkeit. Diesen Schritt tat Joh. Müller auf dem Boden der Theorie Newtons und, wie er wußte, nicht im Sinne Goethes, wie er glaubte, im Sinne Kants. Mit Kant hat er nun freilich nur dies gemeinsam, daß man die Gegenstände nicht nur wahrnehmen und erkennen könne, sondern daß es überdies möglich sei, über dies Wahrnehmen und Erkennen als solches nochmals kritisch forschend, untersuchend zu Gericht zu sitzen. Der Ort, von dem aus dergleichen unternommen wird, ist freilich ein völlig verschiedener: ein transzendentaler bei Kant, ein experimenteller bei Müller. Indem jener nur die Kritik, dieser nur die Genese der Wahrnehmung im Auge hatte, schienen im Resultat sich beide dennoch zu begegnen. Gleichwohl ist der erkenntnistheoretische Wert der Sinnesphysiologie zunächst wohl nicht so sehr betont worden, und eigentlich ist es nun Helmholtz gewesen, der als Physiologe und Physiker zugleich im Begriffe der Sinneswahrnehmung wieder den erkenntnisartigen Gehalt aufgespürt hat. Auch er freilich entfernt sich im Laufe seines Lebens immer mehr von der Lehre Kants, die von seinen Zeitgenossen zunehmend bloß als Erkenntnistheorie aufgefaßt wird, und neigt einer halb physiologischen Erkenntnislehre zu. Er scheint bereit zu sein, den Sinnesapparaten Leistungen wie Urteilen, Vergleichen u. dgl. zuzutrauen und sucht mit einer Art von unbefangenem Intellektualismus logische Kategorien in die Gesellschaft der physiologischen Prozesse einzureihen, wodurch ein schwer noch ent-

wirrbares Konglomerat in der Physiologie der Wahrnehmungen entsteht. Die Sinnesorgane erscheinen so als materielle Gebilde, die so arbeiten als ob sie selbst nachdächten, urteilten, Erfahrungen machten, während es zunächst doch nur der Forscher war, der alles dies tut. Nun ist aber die ungeheure Schwierigkeit damit ja nicht gebannt, daß man von hier wieder zu reinlichen Gebietssonderungen in Logik, Psychologie und Physiologie zurückkehrt; eben damit fällt das zu Erklärende, nämlich die sinnvolle Vollendung, mit der die Wahrnehmungen ins Bewußtsein und in den gestaltvollen Lebenszusammenhang eintreten (wie Athene aus dem Haupte des Zeus), ja nur wieder auseinander. Und auch dort, wo, wie bei J. v. Kries, der Sinn für die Eigenart der hier einander begegnenden drei Wissenschaften vollkommen geworden ist, bricht doch immer wieder die Nötigung durch, auch dem Urteilsvorgange einen physiologischen Prozeß zugrunde zu legen und so der logischen *und* der physiologischen Seite der Wahrnehmung in *einer* Theorie gerecht zu werden.

Es leuchtet so, wenigstens auf den ersten Blick, jedem ein, daß schon das Ausgangsmaterial der Sinnesphysiologie weniger homogen sei, als etwa das einer Physiologie der Niere oder gar einer physiologischen Chemie. Betrachtet man freilich die Dinge näher, so zeigt sich, daß eine Physiologie, gleichviel welches Organs, die ihr Objekt als ein unveränderliches und gesetzmäßiges etwa wie ein Planetensystem hinreichend erfassen zu können glaubt, ebenfalls sogleich in Schwierigkeiten gerät, wenn sie auf Anpassungs- und Entwicklungsvorgänge, auf Regulations- und Wandlungserscheinungen stößt — kurz auf diejenigen Dinge, welche wir den physiologischen am liebsten als biologische Tatsachen gegenüberstellen möchten, weil sie mit nicht wegzudisputierendem Rechte als eine Eigentümlichkeit gerade des Lebendigen aufgefaßt werden. Es ist zwar nicht unwahrscheinlich, daß die angedeuteten Merkmale des Lebens von den Wissenschaften später durch andere verdrängt sein werden. Zweckmäßig bleibt es aber für uns, auch die Sinnesphysiologie in erster Linie als einen Teil der Biologie zu verstehen, weil ihr Werdegang und ihre Zukunft unwiderruflich das Schicksal dieser Wissenschaft teilt. Dies muß besonders betont werden, weil gerade die Sinnesphysiologie des Menschen im 19. Jahrhundert mit erkenntnistheoretischen und psychologischen Problemen viel enger verschlungen erscheint, als mit biologischen: weil ein klassischer Streit, wie der zwischen Mechanisten und Vitalisten sich sinnesphysiologischer Argumente verhältnismäßig selten bediente; weil gerade beim Menschen man den Zweck der Sinne mehr intellektualistisch als biologisch auffaßte; weil Psychologie und Sinneslehre der Tiere und Pflanzen sich unabhängig und verhältnismäßig spät entwickelten. Versuchen wir aber die menschliche, tierische und pflanzliche Sinnestätigkeit so zusammenzufassen, daß die spezifisch menschlichen Eigentümlichkeiten zurücktreten und nur das hervorgehoben wird, was allen gemeinsam ist, so müssen wir, wie ich glaube, dabei nicht stehen bleiben, daß ein Receptor von einem äußeren Reiz erregt wird. Denn dieser Vorgang kann ja ebensogut einer Reflex- wie einer Sinneslehre zum Ausgang dienen. Vielmehr gehört zur Sinneslehre eben eine *sinnliche* Auswirkung, d. h. der Tatbestand, daß ein lebendiges Wesen ein Sein — eigenes oder fremdes — erfährt, und zwar mit jener unmittelbaren Gegenwart und Gegenständlichkeit eines *Etwas*, das ihm gegeben ist. Wie mannigfaltig man sich auch die Sinnlichkeit der verschiedenen Lebewesen denken möge, wie verschieden die Grade und Stufen der Bewußtheit — immer wird man daran festhalten müssen, daß Sinnlichkeit nur da vorliegt, wo das materielle Geschehen in seiner Gesamtheit für ein Lebewesen ein *Eindruck*, eine Gegenwart wird. Hier handelt es sich also um etwas, was mit dem Verhältnis zweier Objekte untereinander nicht zu verwechseln ist (obwohl dies fälschlich recht oft geschieht). Das

sinnliche Erlebnis ist wesensmäßig ein Realitätserlebnis und besitzt als solches stets den Gehalt einer Transzendenz. Es ist dieser Gehalt etwa mit einem Bilde zu umschreiben, wie es durch die Worte Hier und Dort, oder auch Innen und Außen angeregt wird. Aber ein solches Bild hat nur die richtige Wirkung auf unser Denken, wenn man sogleich sich klar macht, daß diese Verhältnisse bei einer sinnlichen Wahrnehmung etwas völlig verschiedenes sind von der Art, wie Dinge nebeneinander *da sind* oder Vorgänge einander *bewirken*. Ein Reiz bewirkt eine physiologische Erregung, eine Verbrennung, ein Kochen des Wassers. Wenn aber ein Mensch die Augen öffnet, so empfängt er einen *Eindruck von Etwas*. Man kann es zwar nicht verhindern, daß beschränktes Denken diese beiden Dinge für Analoga, ja gar für dasselbe hält. Aber es folgt daraus gar nichts für die hier gestellten Probleme.

Wenn demnach hier die sinnesphysiologische Forschung als eine *Biologie der Eindrücke* aufgefaßt wird, so geht dies teils weiter, teils weniger weit als diejenigen Aufgaben, welche von den verschiedenen Seiten im Laufe der Zeit aufgestellt worden sind. Die von Joh. Müller eingeleitete Bewegung richtet ihr Hauptinteresse doch immer wieder auf die Tätigkeitsweise der Organe und betrachtet die Sinneseindrücke mehr als ein Hilfsmittel, denn als eigenen Zweck der Untersuchung. Dabei macht sich mit der zunehmenden theoretischen Beherrschung, welche der Aufschwung der Physik gestattet, auch auf unserem Gebiete das Bedürfnis einer Theorienbildung geltend, wobei die einen mehr von dem Ideal der exakten, die anderen mehr von weniger präzisen, aber der Natur der Vorgänge sich bequemer anschmiegenden biologischen und psychologischen Ideen, in jedem Falle aber doch von gewissen Allgemeinbegriffen ausgehen. Mit diesem Gegensatz ist es vielleicht erlaubt, den Gegensatz der Helmholtzschen und der Heringschen Schule ganz im allgemeinen zu charakterisieren. Daneben hat dann frühzeitig Fechners geistesgeschichtlich so eigenartige Persönlichkeit die Hinwendung zu den seelischen oder vermeintlich seelischen Erscheinungen bewirkt und auch in Wundt eine Auffassung befördert, welche den Anschein erweckte, als ob auf den Wegen der Sinnesphysiologie auch eine Erkenntnis und eine Theorie der Seele zu erreichen sei. Für die Psychologie jedenfalls bedeutet dieser Ausgangspunkt eine ungeheure Beschränkung und man erkennt, daß hier diese Wissenschaft unter die Vormundschaft naturwissenschaftlicher Prinzipien geraten mußte. Selbst rein gehirnanatomische Befunde wie die der Assoziationssysteme galten als neue Bestätigungen alter assoziationspsychologischer Theorien und führten zu einer neuen Blüte materialistischer Seelenlehre, deren begriffliche Fesseln selbst dort nicht überwunden werden, wo man sie der Absicht und dem Namen nach abschwören möchte. Nur durch eine allmählich fortschreitende Auflösung der meist in strenger Analogie zu den mathematischen Naturwissenschaften gebildeten Grundbegriffe der Psychologie gelingt es, über den toten Punkt, den jene psychologische Physiologie geschaffen hat, wegzukommen und diese Bewegung setzt ein mit Brentano und den von ihm herzuleitenden phänomenologischen und gestaltpsychologischen Schulen. Nicht einzelne und nach irgendwelchen Gesetzen zusammensetzbare Elemente werden hier nach Analogie materieller Teile gedacht (Komplextheorie), sondern es sind psychische Akte dasjenige, was die psychische Wirklichkeit ausmacht. Diese Akte sind, da sie nicht auf irgendeine tote Materie, die bloßes Objekt für sie wäre, nicht auf bloße Erscheinungen sich richten, von einer richtungslosen bloßen Aktivität völlig verschieden, denn sie richten sich auf das *Wesen* der im psychischen Phänomen investierten Gegenstände. Den hiermit gegebenen neuen Anschluß an eine *aristotelische* Form des Weltbildes aufnehmend, haben einerseits Philosophen mit rein phänomenologischen Methoden eine Philosophie der Wesens-

schau entwickelt; andererseits haben experimentierende Psychologen mit Eidetik und Gestalttheorie auch an die rein organphysiologische Betrachtung eine Reihe von Fragen gestellt, welche der klassischen Sinnesphysiologie zwar nicht ganz fremd waren, deren prinzipielle Unlösbarkeit mit den Mitteln der Komplextheorie ihr aber doch oft nicht bewußt geworden war.

Die deutliche, aber hier nicht entfernt auch nur in den gröbsten Umrissen gezeichnete vielfältige Verflechtung unseres Gebietes mit den verschiedensten modernen Wissenschaften erhält ihr besonderes Gepräge weiter dadurch, daß erst im 19. Jahrhundert die Wissenschaften von den kirchlichen Lehren sich völlig emanzipieren und an deren Stelle der Begriff einer wissenschaftlichen Weltanschauung entsteht; eben hierdurch wird nicht allein die Leidenschaft von Glaubenskämpfen in manche unbedeutende Streitigkeit getragen, sondern mehr noch entsteht eine ungewöhnliche und durch nichts zu rechtfertigende Sucht der Spezialisten, die ihnen gerade zufällig begegnete Betrachtungsform auf alles und jedes zu übertragen und zu einem Allerweltssystem zu erweitern. So entsteht eine wissenschaftlich-philosophische Kleinbürgerei, die kläglich neben den strahlenden Erfolgen derer steht, die *ganze* Spezialisten zu bleiben wissen. Beides kann sich auch in denselben Personen auf wunderliche Weise mischen. — An einem solchen Kreuzungspunkt vieler Wege wirkten denn auch Physiker, Psychologen, Philosophen und Ärzte mit den Physiologen zusammen. Nirgends sonst begegnet man so vielen Namen von Männern, welche mehreren Wissenschaften und Berufen zugleich oder im Laufe ihres Lebens nacheinander gehören. Meist bedeuten solche Namen auch eine neue Wendung in den Gestaltungen, welche die Probleme durchliefen. Leider haben die Physiker sich heute fast zurückgezogen. Die Zusammenarbeit der Physiologen, Psychologen und Mediziner läßt gleichfalls fast alle Wünsche unbefriedigt, die man im Interesse des Wiederauflebens einer Wissenschaft hegen muß, die die Krone gerade der deutschen Physiologie war und der die deutsche Begabung ganz vorzugsweise entgegenkommt.

II. Struktur und Funktion. Das psychophysische Problem.

Soweit sich die Sinneslehre der Methoden der reinen Morphologie bedient, um den Aufbau der Strukturen zu ermitteln, bedürfen diese hier keiner Erörterung. Aus naheliegenden Gründen ist es bedauerlich, daß wir eine Morphologie, welche den sinnesphysiologischen Fragestellungen angepaßt wäre, vielfach noch nicht besitzen. Z. B. fehlen für die Sinnesreceptoren in der Haut die so nötigen quantitativen Untersuchungen, welche einen Vergleich mit der Art und Zahl der physiologisch gefundenen Sinnespunkte gestatteten. Auch die quantitative Morphologie der zentraleren Gebilde würde bedeutsame Anhaltspunkte geben. Eine tiefe Kluft besteht zwischen dem histologischen Bild von Zellen und Fasern und den Funktionen. Nur im allerallgemeinsten kann man Betrachtungen anstellen. Dem strukturellen Reichtum der äußersten Peripherie und wiederum der hochzentralen Gebilde (besonders der Rinde beim Menschen) steht eine höchst auffallende Reduktion und Einengung der zwischen jenen beiden vermittelnden Leitungsbahnen im Rückenmark und Hirnstamm gegenüber. Allein schon diese Tatsache schließt gewisse Vorstellungen über die Funktion aus und legt gewisse andere nahe, welche, ohne völlig schlüssig und eindeutig zu sein, doch die Deutung unserer Beobachtungen fortwährend beeinflussen. Denn wenn wir ganz allgemein nach dem Zusammenhange von Struktur und Funktion fragen, so drängt sich sogleich als ungelöstes Problem auf, worin denn eigentlich die sinnliche Mannigfaltigkeit ihren materiellen Ausdruck finde. Sind es verschiedene Arten

des physiologischen Geschehens oder sind es einfach nur örtliche Verschiedenheiten, woran sich die Unterschiede von Ton und Farbe, von kalt und von warm knüpfen? Sind es wiederum örtliche oder auch funktionelle Unterschiede, welche gestatten, einen Reiz an der Hohlhand von einem am Handrücken zu unterscheiden? Die Unmöglichkeit, hier die Rolle von Art und Ort jederzeit zu scheiden, macht recht eigentlich die Hauptschwierigkeit der Sinnesphysiologie aus. Zwar sind einige grobe Dinge, wie die, daß wir mit den Ohren nicht sehen und den Augen nicht hören, scheinbar leicht einzusehen. Aber sobald man in speziellere Verhältnisse eindringt, so zeigt sich, daß in keinem einzigen Falle die isolierte Untersuchung eines Struktur*elementes*, wie einer einzigen Nervenfaser, bisher möglich war. Nur dann aber könnten wir hoffen, die Frage: Art oder Ort? gleichsam durch einen „Fundamentalversuch", wie die Physiker sagen, zu entscheiden. So bleibt also als Anhaltspunkt zunächst nur jenes allgemeine Bild einer *doppelten* (peripheren und zentralen) reichen *Strukturentfaltung* mit verbindenden und einfacheren *Leitungsbahnen*, wobei deren vielfache Unterbrechungen, Umordnungen, Querverbindungen nicht zu übersehen sind. v. Kries unterscheidet demgemäß an einem Sinnesorgan Empfänger, Übermittler und Empfinder. Die hier sich ergebende Dreigliederung kann aber offenbar nur im Zusammenhang mit den physiologischen Tatsachen gedeutet werden. Denn die reine Morphologie bleibt stumm für uns. Es ist nun ein sehr einschneidender Umstand, daß die eigentümliche psychophysische Doppelnatur neuerer Sinneslehren sich in der Weise auf die Morphologie projiziert hat, daß die zentralen Gebilde als die dem seelischen Seinskreise unmittelbar verbundenen angesehen werden. Es ist weniger wichtig, ob jemand eine solche Behauptung auf die Rinde beschränkt oder auf subcorticale Gebiete ausdehnt, es ist auch weniger wichtig, ob man sie als metaphysisch sinnlos erklärt oder nicht; es ist wichtiger, daß die für sie anzuführenden Argumente ohne Ausnahme unsicher und, wiewohl vielfach plausibel, doch sehr trügerisch sein könnten. Als brauchbarer Kern des hierüber zusammengetragenen Materiales erscheint vielmehr die Unterscheidung der den peripheren Organen einerseits, der den zentralen andererseits innewohnenden physiologischen Leistungen. Und dies muß denn auch der einzige sinnvolle Inhalt einer Lokalisationslehre von der nervösen Substanz sein: die Strukturen zu bezeichnen, welche unumgängliche Voraussetzung ganz bestimmter Leistungen sind — nicht den „Sitz" gewisser aus den Leistungen abstrahierter Kräfte, Funktionen, Resultate zu bestimmen. „Empfindung", „Vorstellung", „Seele" sind aber solche Abstraktionen. Ob und in welcher Weise das periphere Geschehen ihr Zustandekommen mitbedingt, ist völlig unbekannt. Wenn ein Receptor, wie die Retina, schon im Aufbau Eigentümlichkeiten der Rinde aufweist — wie sollte man ihn von der direkten Teilnahme am Empfinden ausschließen? wie aber auch diese beweisen?

Die hier auftauchende Schwierigkeit in der Frage der Lokalisationen läßt sich auch so formulieren, daß man, um zu lokalisieren, wissen müßte, *was* denn eigentlich lokalisiert werden soll. Wenn es, wie gesagt, bestimmte Leistungen sein sollen, so müssen wir also fragen, was denn für Leistungen gemeint sind. Die Antwort hierauf wird sich nach dem Inhalt unseres Forschungsgebietes in vieler Hinsicht unschwer geben lassen. Zu einem großen Teil handelt es sich um messend festgestellte Leistungen. Die Bestimmung einer Sehschärfe scheint methodisch nicht problematischer zu sein, wie die des Auflösungsvermögens eines optischen Instrumentes. Trotzdem ist diese Analogie unzulänglich. Denn der Vorgang des Sehens ist etwas anderes und mehr als der Strahlengang in einem optischen Instrument, er ist eine „Wahrnehmung". Zwar kann man sich begnügen, eine derartige Leistungsgröße ziffernmäßig festzustellen. Allein der

Ehrgeiz der Sinnesphysiologie geht weiter und wünscht darüber hinaus die Mannigfaltigkeit der Sinne in qualitativer Hinsicht wo nicht zu erklären, so doch mit den materiellen Vorgängen und ihrer Mannigfaltigkeit in Beziehung zu setzen. Sie geht davon aus, daß, wenn ich zwei Dinge verschieden sehe, auch im physiologischen Vorgang etwas verschieden sein müsse. Was dies sei, dies eben wünscht sie zu wissen (s. oben). Beim optischen Instrument aber kommt auf einen solchen Gedanken niemand. Man denkt nicht daran, daß im Instrument sich etwas ändert, wenn ich statt eines roten Apfels eine grüne Birne damit betrachte. Trotzdem hätten diejenigen, welche in einer Wahrnehmung nichts anderes erblickten als einen Seelenvorgang, der durch das Medium eines Organinstrumentes hindurch von einem Umweltvorgang bewirkt wird, in den Qualitäten, im Lokalisieren u. dgl. ein *physiologisches* Problem niemals erblicken dürfen. Wer sich darüber wundert, daß aus einer Lichtwelle eine Sehfarbe „entsteht", hat bereits ein anderes Prinzip anerkannt, als das in der physikalischen Natur überall geläufige der Transformation von Energien, der Verknüpfung von bestimmten Ursachen mit völlig ungleichartigen Wirkungen. Jedes Lichtbild, jede Explosion sind physikalische Beispiele von Verknüpfungen, in denen eine spezielle Korrespondenz zwischen Anfangs- und Endglied entweder selbstverständlich oder aber gar nicht gefordert ist. Rätselhaft und einer ganz besonderen Einsicht bedürftig erscheint eine Wahrnehmung erst dann, wenn wir glauben, daß eine Wahrnehmung das sei, was ihre Bezeichnung mit eben diesem Worte ausdrückt, nämlich selbst schon nicht mehr nur ein sachlicher Zusammenhang, sondern eine Art von Erkenntnis, eine (wenn auch vielleicht getrübte) Wahrheit.

Physikalisches Denken nun, welches noch an die Begriffe der Materie und der Energie gebunden ist, sträubt sich mit Bewußtsein und mit Instinkt gegen die Verknüpfung seelischer Vorgänge mit körperlichen Vorgängen nach den Regeln der Physik und in den Formen der Kausalität. Es erblickt darin eine in keiner anderen Naturwissenschaft zulässige *μετάβασις εἰς ἄλλο γένος*. Ostwalds Versuch, eine psychische Energie aufzustellen, hat nirgends Anklang gefunden. Eine psychophysische Kausalität würde besonders den Energiesätzen zuwiderlaufend sein, und die modernen Einschränkungen der Gültigkeit dieser Sätze ist völlig anders begründet als aus dem *Bedürfnis* einer Lücke. Die andere aber der gangbaren Lösungen, die Annahme eines psychophysischen Parallelismus, ist in formaler Hinsicht nicht allein von solchen Bedenken freier, sondern auch dem in der modernen Physik vorherrschenden Funktionsbegriff leichter anzugliedern. Trotzdem müssen gerade bei diesem Parallelprinzip einige sehr wesentliche Einwendungen gemacht werden.

Jedenfalls ist man sich darüber einig, daß, wenn ein solcher Parallelismus vorliegt, man ihn nicht wiederum durch ein zweites Prinzip begründen, auch nicht durch bestimmte Theorien oder Sachverhältnisse erklären könne. Er würde vielmehr ebenso hinzunehmen sein wie etwa das Kausalprinzip oder wie irgendeine Naturgesetzlichkeit, von der wir eben immer wieder feststellen können, daß sie wirklich zutrifft. In diesem Falle würde nun aber doch zu fragen sein, was mit dem Worte oder Bilde der Parallelität gemeint sei. Hier muß als nicht bedenkenfrei bezeichnet werden, wenn etwa nur gefordert wird, daß „jede im Bewußtsein aufweisbare Erscheinung ihr bestimmtes Korrelat in jenen materiellen Vorgängen besitzt" (v. Kries), während die umgekehrte Parallelität, nach der jedem organischen Vorgang auch ein psychischer entspräche, für mindestens zweifelhaft gilt. Wenn demnach nur ein Teil der physiologischen Prozesse psychoparallel ist, ein anderer nicht — wo ist die Grenze? Eine solche Aufteilung der physiologischen Vorgänge würde m. E. mit der Deutung schlecht vereinbar sein, welche jenen Parallelismus als ein allgemeinstes Prinzip der Lebewesen aufstellt.

Man wird angesichts so vieler Ungewißheit geneigter sein, hier überhaupt sich auf eine Auffassung zurückzuziehen, die in dem Parallelprinzip einen eigentlich vermeidbaren und rein sprachlichen Usus erblickt. Die Tatsache, daß auf eine Lichterzeugung eine Lichtempfindung folgt und daß dies nur bei Integrität gewisser nervöser Substanzen usw. der Fall ist, ist so eindeutig, daß hier das Parallelprinzip eigentlich gar nichts anderes als das in aller Naturwissenschaft wiederkehrende Gesetz regelmäßiger Verknüpfung ausdrückt — eine Formulierung, die man logisch nur lieber als eine Abart oder eine funktionalistische Umbildung des Kausalprinzips bezeichnen möchte als gerade ein Parallelprinzip. Denn es liegt keine andere Parallelität vor als die in jedem Funktionszusammenhang, der nicht gerade mathematisch erfaßbar ist, auch vorhandene. — Mit der Frage der mathematischen Erfaßbarkeit gelangen wir aber zu einer weiteren Besonderheit gerade unseres Falles, welche das, was nun eigentlich „parallel" sein soll, weiter verdunkelt. Steckt doch eben im Begriffe des Parallelen eine mathematische Anschauung, die hier nur übertragene Bedeutung hat. Soll diese Übertragung noch irgendeinen verständlichen Sinn behalten, so müßte zum mindesten angebbar sein, welche Phänomene oder Eigenschaften der psychischen Reihe mit welchen Eigenschaften der physischen jeweils parallel gehen. Daß dies an sich für sämtliche Bestimmungsstücke mindestens der psychischen Reihe der Fall sein kann, dies ist ohne weiteres klar; aber der Reichtum an Eigenschaften ist auf beiden Seiten ein überwältigender, und ein Vergleichen wird erst in dem Augenblick möglich, wo wir bestimmte Gruppen und Arten abgrenzen, wo wir also ein Prinzip, Schema oder System einführen. Und nun besitzen wir auf beiden Seiten in der Tat recht vielfache derartige Systeme, psychologische ebenso wie physiologisch-physikalische. Unterscheidungen wie Empfindung, Wahrnehmung, Vorstellung und auf der anderen Seite Erregungswelle, Hemmung, Stoffwechsel, aber auch Rinde, Zelle, Faser, sind Beispiele dafür. Soll aber der Parallelismus mehr sein als ein Ausdruck unbestimmter Abhängigkeiten, so wären diejenigen psychologischen Begriffe und Erscheinungen und diejenigen physiologischen Begriffe und Erscheinungen nebeneinanderzustellen, welche nachweislich die in Wirklichkeit parallel gehenden sind. Kein Kenner der Verhältnisse wird aber behaupten, daß dies irgendwie gelungen sei. Sollte man aber ferner unter vorläufigem Verzicht auf ein solches Ideal einer Gehirnpsychophysiologie sich den Möglichkeiten zuwenden, mathematische und meßbare Korrelationen aufzustellen, so wird man hier noch mehr auf unüberwindliche Schwierigkeiten stoßen. Denn Fechners groß angelegter Versuch einer messenden Psychophysik muß als in *dieser* Richtung ganz gescheitert betrachtet werden (s. unten). So liegen die Dinge für ein Parallelprinzip nicht günstig und als brauchbarer Kern dieser ganzen Gedankenreihe bleibt nichts anderes übrig als der Grundgedanke: *wenn* wir eine naturnotwendige Beziehung zwischen der psychischen und der materiellen Reihe annehmen und durch viele Beobachtungen bestätigt finden, dann muß auch jedem Unterscheidbaren der psychischen Reihe eine zureichende Bedingung auf der physischen Seite entsprechen. Dieser Satz wird darüber hinaus ein ausgesprochener *Minimalsatz* insofern, als er nur das Unterscheidbare als physisch bedingt fordert. Mindestens soviel, als psychisch unterschieden ist, muß auch durch physisch Verschiedenes fundiert sein; es kann aber am Physischen noch viel mehr verschieden sein, ohne doch psychisch unterscheidbar zu sein. Eine solche Einschränkung ist nun scheinbar eine methodische Selbstverständlichkeit. In Wirklichkeit aber verbirgt sich dahinter viel mehr, nämlich daß, eben weil ein Messen psychischer „Größen" nicht möglich ist, seine Erfassung nur in einem Unterscheiden, also in einem nichtquantitativen Vergleichen besteht. Das Urteil „verschieden" oder

„nicht verschieden" kann bei allen quantitativen sinnesphysiologischen Versuchen eben überhaupt nicht mehr gesteigert oder weiter präzisiert werden (es sei denn durch Richtungsurteile wie „heller" oder „dunkler") und alle psychophysischen Methoden werden dann zu Grenzmethoden oder Schwellenmethoden. Die Beobachtung des psychischen Phänomens fungiert immer nur als *Kriterium* eines Zusammenhanges, enthält aber niemals den Zusammenhang selbst. Insofern hatte die Statuierung eines besonderen „Parallelsatzes", dem doch eine besondere, aber eben eigentlich gar nicht parallelistische Bedeutung: er besagt, daß wir es niemals mit einer *formulierbaren* Funktion zwischen den beiden Gebieten zu tun haben, sondern lediglich mit einer *konstatierbaren* Verknüpfung; über das Konstatieren hinaus kann über das Wie der Verknüpfung gar nichts gesagt werden. Ein solches Verhältnis werden wir aber zweckmäßig nicht als ein paralleles umschreiben, weil schon diese Umschreibung die Möglichkeit einer näheren Präzision suggeriert, welche doch unmöglich ist.

Befreien wir uns aber endgültig von dem Parallelgedanken, so wird auch die Bahn frei zu einer Kritik der ganzen Zweiwelten- oder Zweisphärentheorie, welche eben Physisches und Psychisches nebeneinanderstellt wie die zwei Hemisphären eines Globus. Zunächst ist die soeben vorgenommene äußerste Einschränkung der psychologischen Erfahrungsreihe auf eine rein minimale und rein kriterielle Bedeutung näher zu betrachten. Wenn nämlich der Inhalt von Empfindungen und Wahrnehmungen für das Zustandekommen sinnesphysiologischer Erkenntnisse nicht mehr bedeutet als dies, so folgt daraus nach zwei Seiten Bedeutsames. Einmal wird eine „Psychophysik" oder eine „physiologische Psychologie", wie Fechner und Wundt sie erstrebten, hinfällig. Eine solche Wissenschaft von den Beziehungen zwischen Leib und Seele gibt es nicht. Zum anderen ist dann all das, was jene Forscher sowohl wie die ganze übrige Sinnesphysiologie fanden, nicht mehr und weniger als reine Physiologie, gewonnen durch ein — fast zufällig — besonderes methodisches Hilfsmittel: die Verwertung der subjektiven sinnlichen Daten. Um diese kommt ja auch der Physiker nicht herum; nur bedient er sich derselben nicht für die Theorie des Organs, sondern für die Theorie der Umwelt. Hier ist das Organ indes nichts als eine fortgesetzte Umwelt, ein nach innen verlängertes Instrument. Wie jedes Instrument, so leistet auch das Sinnesorgan eine Transformation sowohl der Energiearten wie auch der geometrischen Gestalten der Vorgänge. Wieso wir nicht nur sehen, sondern etwas sehen, dies ist eine erkenntnistheoretische Frage, welche mit der Sinnesphysiologie nicht näher zusammenhängt als mit jeder anderen Naturwissenschaft, ein Recht zur Sonderstellung ist danach nicht mehr abzuleiten. Dieser von E. Mach am reinsten durchgefochtene Standpunkt scheint mühelos die Verquickung von Erkenntnis- und Sinnesproblem zu überwinden und wird durch die metaphysische Spezialität E. Machs, seinen Panpsychismus, scheinbar nicht wesentlich berührt. Eine solche Stellungnahme ist für denjenigen Teil der Sinneslehre, welcher sich rein auf Organtheorie beschränkt, in der Tat schwer angreifbar. Wenn man durch Mischung bestimmter weniger Reizarten eine große Mannigfaltigkeit von Empfindungen auslösen kann und durch eine Reihe von Mischungsgleichungen zur Annahme weniger einfacher Komponenten oder physiologischer Grundvorgänge gelangt, so ist dies ein Beispiel einer *Organ*theorie, bei welcher die sinnlichen Qualitäten im besprochenen Sinne lediglich methodologisch-kriteriell mitsprechen. Völlig wird hier verzichtet auf die Frage der Bedingtheit der Empfindungsqualität als solcher; sie gilt als unlösbar, sogar als falsch gestellt. Auch die spezifische Sinnesenergie erfährt hier keine andere Deutung als die, daß naturgemäß der gleiche Organprozeß (und damit die gleiche Empfindung) durch verschiedenartige Anstöße auslösbar sein kann. Nicht die

Transformation eines materiellen Vorganges in einen psychischen ist das, wonach hier gefragt wird, sondern die Transformation eines Umweltvorganges — Reizes — in einen physiologischen, eines peripheren physiologischen in einen zentraleren usw.

Angesichts der Tatsache, daß zahlreiche Forscher bei diesem Ziele einer reinen Organtheorie nicht stehenbleiben, sondern wissenschaftliche Ziele daneben oder in ganz anderer Richtung verfolgen, liegen zwei weitere Fragemöglichkeiten vor. Einmal wäre denkbar, daß schon die einschlägigen Beobachtungen einer ganz anderen als der rein physiologischen Deutung fähig sind. Und zweitens ist zu erwägen, ob man den Gedanken und die Form der Wissenschaft selbst etwa für erweiterungsfähig, veränderungsbedürftig halten müsse.

Am leichtesten eröffnet sich der Zugang zu der Kritik an der rein physiologischen Form der Sinneslehre von der Tatsache aus, daß eben jene nur als Kriterium und Minimalprinzip gelten sollenden psychischen Inhalte ihre Aufgabe in allzu vielen Fällen nicht oder unvollkommen erfüllen. Die große Schwierigkeit und die offenbar vielfachen Fehler und Schwankungen eben des empfindungs- oder wahrnehmungsmäßigen Kriteriums bei sinnesphysiologischen Arbeiten nötigte eben sehr frühzeitig dazu, den Ursachen solcher Störungen nachzugehen. Sie sind um so fataler, je weniger wir imstande sind, einen rein physiologischen Grund für sie aufzuweisen. Aber auch in der Deutung ganz fester Ergebnisse bleibt der Zweifel häufig genug, welchem Glied in der als Kette vorgestellten Abfolge von Reiz — peripherer Erregung — zentralem Vorgang — Empfindung ein gefundener Sachverhalt (z. B. Webers Gesetz) nun eigentlich zur Last zu legen sei. So kommt es dann, daß für ein und dasselbe Phänomen physiologische und psychologische Erklärungsversuche alternativ nebeneinander herlaufen, so eben bei der Deutung des Weberschen Gesetzes. Die schon hierin wieder liegende Inkonsequenz gegenüber dem Parallelismusprinzip bleibt oft unbeachtet; denn nach ihm muß eine psychologische Erklärung stets zugleich eine physiologische sein. Aber derartiges ist ja nur ein Spezialfall für die bereits gestreifte Unmöglichkeit, scharf anzugeben, *was* denn eigentlich psychischerseits das mit bestimmten Reizen und Organerregungen physischerseits zu Vergleichende sein soll. Darum nützt eben die Restriktion der psychischen Daten auf reinen Kriteriumswert nichts, wenn wir in praxi noch gar nicht festgestellt haben, *was* denn das geeignete, das richtige Kriterium sei. Diese Feststellung ist zwar in der Regel durchaus nicht bloß willkürlich, aber sie führt eben sogleich mitten hinein in den heute eigentlich wesentlichen Streit um die Geltung der Psychologie für die Sinneslehre. Er dreht sich um die Frage, wie weit Psychisch-Phänomenales *in sich selbst* die geeigneten Anhaltspunkte für Rückschlüsse auf physiologische Vorgänge enthalte, um die Frage, ob man sich auf die bloßen *Unterscheidungen* von seelischen Inhalten als solche (Urteil „gleich" oder „verschieden") zu beschränken habe oder ob darüber hinaus wissenschaftlich belangreiche und gültige Bestimmungen aus den psychischen Phänomenen ablesbar seien, welche der Physiologie nicht nur zugute kommen, sondern sogar richtungsbestimmend für sie werden.

Selbstverständlich ist diese Frage zum Teil gleichwertig mit den größeren, ob wissenschaftliche Psychologie möglich sei, welche Psychologie die richtige sei, welche Grenzen ihr gesteckt seien — ebenso wie umgekehrt gerade *diese* Probleme im vergangenen Jahrhundert weitgehend unter die Herrschaft physiologischer Theorien, ja morphologischer Vorstellungen geraten waren (Assoziationspsychologie). Hier kann zunächst geprüft werden, welcher Einfluß einer, wie auch gearteten Psychologie auf die Sinnesphysiologie einzuräumen sei. Um

dieser, in hohem Maße als Gegenwartsproblem zu bezeichnenden Frage näherzukommen, müssen eine Reihe von typischen Fällen durchgesprochen werden. Je nach der persönlichen Stellungnahme kann nach dem Gesagten die Kritik entweder nachzuweisen suchen, daß eine rein physiologische, methodische, von anderen Teilen der Physiologie, ja sogar der Physik nicht wesentlich unterschiedene Sinnesphysiologie nicht möglich, sondern der Hilfe der Psychologie bedürftig sei. Oder man bemüht sich, die Rolle der Psychologie in der Sinneslehre einzudämmen und auf ein Minimum herabzudrücken. So sind es entgegengesetzte Kräfte, welche ihren Ausdruck nicht selten auch in weltanschaulichen Überzeugungen fanden, noch ehe die in der Sache selbst liegenden Momente geprüft waren. Die Psychologie, als die in jedem Falle jüngere und durch Erfolge weniger beglaubigte Wissenschaft hat schon in der Bestimmung ihres eigenen Gegenstandes heftige Schwankungen und fundamentale Gegensätze aufzuweisen. Wenn Brentano nur Akte, Stumpf nur Funktionen, Haas nur psychische Dinge als eigentlich Psychisches gelten lassen, so sind dies drei Lehren, in denen das in der Sinnesphysiologie benutzte Material, wie Empfindungen, Wahrnehnehmungen, Vorstellung eben als bloßes indifferentes Material aus der Psychologie der Vorgänge bereits ausgeschieden worden sind.

Wäre dies auch eher als eine Erleichterung der sinnesphysiologischen Aufgabe zu bewerten, so bliebe doch die um so größere Schwierigkeit, daß wir im Experiment eben nicht nur irgend etwas zu empfinden haben, sondern überdies über Empfindungen zu urteilen haben. So hat Stumpf großen Wert darauf gelegt, daß in einem solchen Experiment alles nicht auf den Vergleich von Reiz und Empfindung, sondern auf den Vergleich von Reiz und Empfindungsurteil hinauslaufe. In einem solchen Empfindungsurteil aber liegen alle Fallstricke der „Introspektion", „Selbstbeobachtung" usf. verborgen, und ihre Kenntnis und Vermeidung muß allen weiteren sinnesphysiologischen Rückschlüssen vorausgehen. Es zeigt sich aber nicht nur, daß eine solche Kritik des Empfindungsurteils ein schwieriges und bisher nicht befriedigend durchführbares Unternehmen ist; es zeigt sich auch weiter, daß Untersuchungen wie die von Stumpf über den Unterschied von Erscheinungen (Empfindungen) und Funktionen, von Empfinden und Vorstellen sich in mehr definitorischen als nachweislich sachlichen Fragen zu erschöpfen scheinen, und daß derlei Definitionsfragen durch alle Häufung des Beobachtungsmaterials nicht zu fördern sind, wo die ganze Problematik eben im Ansatz zur Fragestellung liegt und nicht eine deutliche Frage an die Natur gestellt ist.

Alle diese Dinge spielen nun aber von Fall zu Fall eine bald geringe, bald sehr große Rolle. In allgemeinen Thesen sind sie nicht zu erledigen. Wir wenden uns daher zur Besprechung solcher typischer Fälle. Dabei wird sich zeigen, daß in der Tat der Fall vorkommt, daß wir z. B. zwei Empfindungen als verschieden anerkennen, ohne doch mit den Mitteln der Sprache den Unterschied befriedigend ausdrücken zu können. Auch sind Fälle nicht selten, wo sich die Versuchsperson in einer gewissen Unsicherheit oder Ratlosigkeit befindet, ob eine Empfindung überhaupt vorhanden (bei Schwellenversuchen), ob sie von einer anderen verschieden sei oder nicht. Einer Diskussion aber darüber, ob zwei als gleich oder ungleich *beurteilte* Empfindungen auch in *Wirklichkeit* gleich bzw. ungleich seien, ist ein greifbarer Sinn überhaupt nicht abzugewinnen. Wer so fragt, wendet einen Begriff von Objektivität auf das Psychische an, welcher hier eben gar nicht anwendbar ist (s. unten). Daher läuft es in praxi auf keinen so sehr großen Unterschied hinaus, daß ich den Reiz statt mit Empfindung mit Empfindungsurteil vergleiche.

III. Die Schwellen.

Man kann die Bedingungen feststellen, die ein Reiz erfüllen muß, damit eine eben merkliche Empfindung eintritt. Es handelt sich in diesem als *absolute Schwelle* bezeichneten Falle also um eine Veränderung, die der Beobachter in der Zeit erleidet, und man kann die Frage aufwerfen, ob es sich hier um einen Übergang von nichts zu etwas oder von einem Zustande *a* in einen Zustand *b* handle. Es ist wohl für die meisten Sinnesgebiete zugestanden, daß ein Zustand des völligen Nichts nicht sicher herzustellen ist und vielmehr auch bei Abwesenheit äußerer Reize ein „innerer" Reiz, ein vielleicht dem Ruhestoffwechsel entsprechender dauernder Erregungszustand stets vorliege. Dann würde der Übergang zu einem eben merklichen äußeren Reiz also zugleich eine „Unterschiedsschwelle" bedeuten, eine absolute Schwelle wäre demnach nur die Unterschiedsschwelle beim Übergang von inneren zu äußeren Reizen. Auch dann behält der Begriff einen klaren Sinn. Immerhin führt diese Überlegung auf die weitere wichtige Tatsache, daß für die Bestimmung solcher Schwellen nicht allein die Eigenschaften der Reize (Intensität, Extensität, Dauer), sondern auch der Zustand, in dem sich die Person befindet, von Bedeutung ist (man denke z. B. an eine Vp. mit Ohrensausen). Man wird ferner die optimalen, d. h. also niedrigsten Schwellenwerte nur finden, wenn die Person ihre „Aufmerksamkeit" auf das Sinnesgebiet in örtlicher sowohl wie qualitativer Hinsicht „einstellt". Ist sie „abgelenkt", so pflegen die Schwellenwerte zu steigen, ebenso bei Ermüdung, Schlaf, schlechter Disposition. Die Deutung dieser, meist mit psychologischen Ausdrücken bezeichneten Tatsache ist physiologisch bisher nicht gelungen. Sie nötigt uns aber, die absolute Schwelle nicht ohne weiteres als die Erregbarkeit der Organteile aufzufassen, an welchen die Reize unmittelbar angreifen, also der Receptoren. Sie können erregt werden, und doch braucht keine Empfindung ins Bewußtsein zu treten. Dies beweisen auch gewisse Phänomene der „Verstärkung". So können an der Haut zwei einzeln für sich genommen unterschwellige Druckpunktreize bei gleichzeitiger Applikation zu merklicher Empfindung führen, ein Beweis, daß sie auch einzeln erregt waren, ohne daß die Erregung zu einer Empfindung hinreicht. Da dies ein bei Sinnesflächen ganz allgemeines Phänomen ist, wird man also diesen Schwellen eine „zentralere" Deutung zu geben haben. Es zeigt sich, daß eine „Schwelle" stets ein bestimmter Reiz, also ein physikalisch (oder evtl. chemisch) streng definierbarer äußerer Vorgang ist, dessen quantitative Eigenschaften aber in Abhängigkeit von Organ- und Personzuständen stehend gefunden werden. Zu den letzteren gehört in hohem Maße die Gesamtheit *aller* der inneren und äußeren Bedingungen, welche man als die biologische Situation bezeichnen kann (auch *Ab*wesenheit von anderen Reizen, von Affekten, von Handlungen usw.). Der Sinnesphysiologie wirft man neuerdings vor, daß ihre biologischen Situationen lebensfremde, unnatürliche, künstliche seien. Dies ist richtig, aber oft unvermeidlich. Die Schwellenwerte der Physiologie sind in der Tat der biologische Spezialfall der Laboratoriumssituation. Berechtigter scheint mir folgendes Bedenken. Wenn die Sinnesphysiologie vielfach versuchte, die Leistungsgrenzen der Sinnesorgane durch die mit Laboratoriumsreizen bestimmten Schwellenwerte zu umschreiben, so gab sie damit ein zu einseitig auf *physikalisch* erdachte Reiz*arten* abgestelltes Bild der Leistungen. Drückt man die Leistungsgrenzen z. B. *nur* in den Energiewerten der Schwellenreize aus, so entzieht sich dem Blick leicht ein anderer Faktor, welcher von hoher Bedeutung für die Leistungen ist, nämlich die *Gestalt* der Reize. Hierunter verstehen wir zunächst nur alle räumlichen, zeitlichen, dynamischen und qualitativen Ordnungen oder Figuren, die jeder, auch der schein-

bar elementarste oder „einfachste" Reiz besitzt. Von ihnen wiederum hängen ab die Erscheinungen des Kontrastes, der Verstärkung, der Verschmelzung, Ermüdung, Umstimmung, Induktion und dergleichen kann sogar zwischen verschiedenen Sinnesgebieten auftreten und die Schwellenwerte beeinflussen. All dies zusammengenommen berechtigt zu dem Satze, daß jeder Schwellenwert immer zugleich ein spezifischer biologischer Situationswert für ein Sinnesorgan ist, in der Regel also für eine Experimentalbedingung. Diese ist dargestellt durch die Wahl bestimmter Reizgestalten (die in der Physiologie meist unter dem Gesichtspunkt strenger physikalischer Definierbarkeit gewählt sind), durch eine spezifische Einstellung und endlich durch eine spezifische Reaktion auf den Reiz, nämlich die Aufgabe der *Beurteilung*. Diese letztere kommt in der überaus wichtigen Formulierung und Zielgebung der *Frage* an die Vp. zum Ausdruck.

In dem bisher allein betrachteten Fall der absoluten Schwelle wird nur gefragt, ob in der betreffenden Sinnessphäre eine neue Empfindung auftaucht oder nicht. Die Antwort ist daher „ja" oder „nein", vielleicht auch die Aussage „jetzt" oder keine Aussage. Neue Aufgaben treten heran, wenn die Vp. ihre Empfindung mit einer anderen zu vergleichen oder wenn sie sie zu beschreiben hat. Im ersten Falle werden zwei Empfindungen gegeben, im zweiten Falle nur eine. Der erste Fall führt bei eben merklichen Unterschieden der Reize zum Begriff der *Unterschiedsschwelle;* das Urteil lautet, wenn auch hier nur zwei Urteilsarten freigegeben sind: „gleich" oder „ungleich". Man pflegt hiervon zu trennen die Unterschiedsschwelle, bei welcher außerdem nach Art oder Richtung des Unterschiedes (z. B. lauter, heller, geneigter) gefragt wird und welche v. Kries als *spezifische Vergleichung* bezeichnet. Es macht ferner auch theoretisch sehr viel aus, ob die zu vergleichenden Empfindungen nacheinander oder gleichzeitig gegeben sind, ob sie im ersten Falle durch große oder kleine, durch leere oder erfüllte Intervalle getrennt, ob sie im zweiten Falle räumlich benachbart oder nicht benachbart sind.

Der Unterschied von absoluten und von Unterschiedsschwellen ist nach den früheren Darlegungen nun in physiologischer Beziehung ein wohl nicht sehr belangreicher. Wer annimmt, daß ein äußerer Reiz stets auf ein schon durch inneren Reiz erregtes Organ trifft, und daß eine „eben merkliche" Empfindung immer auf eine andere vorher bestehende Empfindung folgt, für den ist dieser Unterschied sogar fast hinfällig. Als eine viel entscheidendere Frage tritt vielmehr die hervor, welche Bedeutung der Unterschied der Frage: „Ja" oder „Nein" und der anderen nach dem spezifischen Unterschied zweier Empfindungen habe. Denn im ersten Falle sind wir der Vergleichung enthoben, im zweiten ist sie gefordert. Hier macht sich denn doch sehr geltend, daß ein Empfindungsurteil gegenüber dem bloßen Empfindungserlebnis etwas Weitgehenderes und eben nichtsinnliche Funktionen Einführendes ist. Dies spricht sich auch darin aus, daß man eine stufenweis ordenbare Reihe von immer stärker urteilsmäßigen Leistungen aufstellen kann. Am unteren Beginn einer solchen Stufenfolge wäre das Urteilpaar „Empfindung vorhanden" oder „keine Empfindung vorhanden" — etwa beim Aufsuchen einer absoluten Schwelle — anzutreffen. Eine zweite Stufe wäre, wenn die zwei auf Reize folgenden Empfindungen als „gleich" oder als „ungleich" bezeichnet werden sollen. Eine dritte Stufe die, bei welcher bei Ungleichheit die Art oder Richtung dieser Ungleichheit ausgesagt werden soll, also: „stärker" oder „heller" oder „größer". Eine vierte Stufe wären die Urteile über „spezifische Übereinstimmungen" [v. Kries[1])], so, wenn zwei verschiedene Farben nur hinsichtlich ihrer Helligkeit verglichen werden sollen.

[1]) v. Kries: Nagels Handb. d. Physiol. d. Menschen Bd. III, S. 22. 1905.

Eine fünfte Stufe liegt vor, wenn gewisse Empfindungs*unterschiede* verglichen werden sollen, wobei also etwa ausgesagt werden soll, wie sich ein Unterschied zwischen E_1 und E_2 zu einem Unterschiede E_3 und E_4 verhalte. Eine weitere besondere Art der Beanspruchung erwächst z. B. dort, wo die zu vergleichenden Empfindungen räumlich, besonders aber zeitlich voneinander getrennt sind. Hier wird zuweilen angenommen, daß es sich nicht um das Vergleichen zweier Empfindungen handle, sondern um das Vergleichen einer erlebten mit einer bloß erinnerten Empfindung, also einer Vorstellung. Indes ist diese Vorstellung keineswegs in solchen Fällen immer als psychischer Tatbestand deutlich. Die Erfahrung lehrte schon Fechner, daß in dem letztgenannten Fall sich eine regelmäßige Tendenz geltend machen kann, den zweiten von zwei sukzessiv empfundenen Reizen zu über-, aber auch zu unterschätzen, und er sprach dann von einem positiven oder negativen Zeitfehler. Psychologisch steht also die dem Urteilsakt näher situierte Empfindung anders als die fernere, und der Begriff des Vergleichens bekommt dadurch eine ganz besondere Bedeutung: er ist danach in solchen Fällen stets ein Vergleichen von Ungleichwertigem.

Es ist eine wohl nicht hinreichend geklärte Frage, ob eine solche Stufenreihe — man könnte sie in analoger Weise auf anderen Gebieten, wie z. B. dem der räumlichen Wahrnehmungen, entwickeln und weiter ausbauen — wirklich nur durch ein zunehmendes Eingreifen nichtsinnlicher, also z. B. gedächtnismäßiger oder intellektueller Funktionen, charakterisiert ist. Die *Schwierigkeit* eines solchen Urteils ist jedenfalls durch solche Momente vermutlich sogar weniger bestimmt als durch gewisse andere Eigenschaften der Wahrnehmungen. Es handelt sich hier um Eigenschaften, bei denen man zunächst vom intellektuellen Faktor ganz absehen kann und die ganz allgemein als sinnliche anerkannt werden.

Zu ihrer Erörterung können wir nochmals an das Problem der Schwelle anknüpfen. Seitdem die Naturwissenschaften auf das Prinzip der Bewegung der Materie sich gründen lernten und seitdem sie die Kontinuität der Naturvorgänge vorauszusetzen sich gewöhnten, konnte ihnen nicht verborgen bleiben, daß in unserer Umwelt kontinuierliche Veränderungen vorkommen können, ohne daß unsere Sinne sie als Veränderungen anzeigen — wiewohl wir den sich verändernden Gegenstand wahrnehmen. Es ist dies eben der Fall einer unterschwelligen Reizänderung. Leibniz wurde durch die so erwiesene Unvollkommenheit der Sinne bestimmt, die sinnlichen Wahrnehmungen als verworrene Perzeptionen zu bezeichnen und geringer einzuschätzen. Wenn der Satz „natura non facit saltus" zu Recht besteht, so läßt sich das Phänomen der Unterschiedsschwelle auch so formulieren, daß man sagt, der Sinnesapparat bewirke, daß in gewissen Grenzen uns objektiv Verschiedenes trotzdem als Gleiches erscheine, und ferner, daß objektiv sich Änderndes als Konstantes erscheine. Daraus ergibt sich weiter, daß die objektive und mathematische Kontinuität der Reize in eine Reihe diskontinuierlicher Stufen zerlegt wird, so daß wir nur eine endliche und vereinfachte Mannigfaltigkeit wahrnehmen, und ferner, daß wir nicht *nur* unendlich kleine Veränderungen (also gleichsam *keine*), sondern auch endlich große Veränderungen zu erleben, Sprünge wahrzunehmen vermögen. Die „Einrichtung" der Schwelle bekommt dann einen eigentümlichen, für die Gestaltung des sinnlichen Weltbildes bedeutenden Sinn.

Ein Beispiel Exners[1]) vermag dies zu erläutern und führt zugleich zu einem weiteren Gesichtspunkt. Wenn wir einen in ferner Landschaft fahrenden Eisenbahnzug beobachten, so fällt uns erst nach jeweils längeren Zeitabschnitten die

[1]) Exner: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-physik. Kl. III, S. 72. 1875.

Ortsveränderung auf, welche wir, stehen wir nahe am Zug, mit einem Akt wahrnehmen können. Exner knüpfte hieran die Unterscheidung von indirektem und direktem Sehen von Bewegungen. Bei indirektem Bewegungssehen ist der Fall deutlich, daß eine objektive kontinuierliche Veränderung unterschwellig bleibt, also eine Konstanz in der Wahrnehmung erscheint. Erst der Vergleich zweier zeitlich weit getrennter Wahrnehmungen ermöglicht den Rückschluß auf die stattgefundene Bewegung. Bei nahem Objekt dagegen nehmen wir *Bewegung* wahr. Auch dies ist nur möglich, weil wir nicht *jede* unendlich kleine Veränderung für sich wahrnehmen — wobei kein Bewegungseindruck entstehen würde (vgl. Kinematographie) —, sondern *nur* eine endliche und zusammengefaßte Summe von solchen Differentialen; also auch dies ist das Ergebnis eines vergröbernden Schwellenphänomens. Bei weiterer Steigerung nun der Objektnähe (also der Geschwindigkeit im Gesichtsfeld) verschwindet endlich auch dieser Bewegungseindruck wieder, so z. B., wenn wir im Zuge in voller Fahrt den Gegenzug passieren und durchs Fenster beobachten. Nunmehr ist also die Geschwindigkeit nicht zu klein, sondern zu groß, um einen Bewegungseindruck hervorzubringen. Wir finden also die Wahrnehmung von Bewegungen schwellenmäßig nach zwei Seiten hin begrenzt. Das bedeutet aber, daß die physikalisch gedachte Umwelt in ihrer unendlichen Kontinuität und Mannigfaltigkeit nicht allein auf eine endliche Anzahl von Stufen ermäßigt und verendlicht wird, sondern, daß sie zugleich und in Verbindung damit überhaupt nur innerhalb gewisser ziemlich fester äußerer Grenzen wahrnehmbar ist. Diese z. B. auch vom Spektrum, von den akustischen Schwingungen, von den Temperaturwahrnehmungen usw. ja sehr bekannte Tatsache führt über den Begriff der Schwelle hinaus, wenn man bei ihr nur daran denkt, daß die Receptoren und die ferneren nervösen Einrichtungen auf bestimmte Grade physikalischer Vorgänge eben nicht mehr in der gewohnten Weise antworten, sei es aus Gründen der Trägheit, sei es, weil Nebenwirkungen eintreten und überwiegen. Dann hätten diese sog. *Grenzen* der Empfindung und Wahrnehmung eine ganz andere Bedeutung als die bisher besprochenen Unterschiedsschwellen. Hier kehrt indes ganz dasselbe Problem wieder, welches bereits beim Begriff der absoluten Schwelle besprochen war, nämlich, daß man zwar in einem objektiven Sinne solche absolute Grenzen der den Sinnen zugänglichen Umwelt wohl bezeichnen kann, daß aber in den Wahrnehmungen und Empfindungen selbst den Grenzen als Grenzen naturgemäß nichts korrespondiert — eben *weil* sie dadurch begrenzt sind. So klar dies an und für sich einleuchtet, so schwer ist doch zu sagen, was denn nun eigentlich wahrgenommen wird, wenn ein Reiz eine jener absoluten Grenzen objektiv überschreitet. Denn die Erfahrung lehrt, daß wir im Augenblicke solchen Überschreitens ebenfalls eine bestimmte Wahrnehmung, eben ein Unterschiedserlebnis haben, und daß wir also an Stelle „*keiner*“ Empfindung nur eine *andere* Empfindung (Wahrnehmung, Erlebnis usw.) haben, daß wir jene Grenzen also doch wahrzunehmen *scheinen*, oder daß ihre Überschreitung eine *Erscheinung* bedingt. In diesem Falle ist also die Korrespondenz zwischen Reiz und Bewußtseinsinhalt in so empfindlicher Weise gestört, daß wir hier zum erstenmal auf den Begriff eines sinnlichen Scheins oder einer sinnlichen Täuschung stoßen. Auf diesem Gebiet treten, wie gleich bemerkt sei, eine ganze Reihe von Fällen auf, bei denen wir mit der Hypothese des inneren und also an die Stelle des wirksamen äußeren tretenden Reizes nicht auskommen. Daher muß hier das Problem der Grenzen und das mit ihm auftauchende des Phänomens der Täuschung ausführlicher erörtert werden. Es führt uns weiter hin zu zwei fundamentalen Bestimmungen der Sinnlichkeit: zur Qualität und zu den Ordnungen des Sinnlichen.

Was zunächst die Grenzen betrifft, so stellte sich im vorhergehenden eine scheinbar leicht zu fassende Unterscheidung heraus, die sich auch kurz formulieren läßt mit der Trennung des Problems der *Grenzen der Wahrnehmung* vom Problem der *Wahrnehmung der Grenzen*. Das erste wäre durch Bestimmung von Schwellenwerten, das zweite aber durch eine rein psychologische Erfahrung zu lösen. So klar dieser Unterschied scheint, so hat doch auch hier sich ein Forschungsbezirk herausgestellt, in dem jene zwei Fragestellungen sich überschneiden und zu Meinungsverschiedenheit Anlaß geben. Dieses Gebiet liegt nämlich z. B. dort, wo zweifelhaft ist, ob eine Empfindung in eine andere oder in einen Zustand des Nichtempfindens übergehe. Wenn nämlich beim Versuche, eine Grenze der Wahrnehmung (Schwelle) zu bestimmen, der eine Beobachter behauptet, die Empfindung verändere sich, der andere aber, sie höre auf, so bekommt diese Grenzbestimmung für diese beiden einen ganz verschiedenen Sinn. Wer z. B. die weder warm noch kalt zu nennenden sog. indifferenten Temperaturen als *Empfindung* bezeichnet, würde annehmen, daß bei ihnen also nur eine *qualitative* Unterschiedsschwelle (also keine Grenze der Wahrnehmung für Temperatur schlechthin) bestimmt wird. Wer aber in der indifferenten Zone eine Empfindung zu haben leugnet, der wird meinen, beim Übergang von „warm" zu „indifferent" nicht nur die Wahrnehmung einer Grenze zu haben, sondern überdies die untere Grenze der Wahrnehmung höherer Temperaturen festgestellt zu haben. Man sieht also, daß die Auffassung des Subjektiven, wir sagen lieber des Phänomens, nicht gleichgültig ist für die objektive Deutung eines solchen Schwellenversuches. Und ferner zeigt sich sogleich, daß diese Schwierigkeit darin begründet ist, daß die Feststellung, ob ein Erlebnis eine Empfindung sei oder nicht, in vielen Fällen keineswegs über alle Zweifel erhaben ist. Wir erinnern uns an die vielfachen Kontroversen darüber, ob Schwarz eine Empfindung, ob das Erlebnis im völlig lichtlosen Raume Schwarz sei. Beim Übergang zu Schwarz würde die eine Meinung lediglich eine Qualitätsänderung, die andere ein Aufhören, also vielleicht eine Intensitätsänderung zum Wert Null hin anzunehmen haben. Ist nun dies strittig, dann ist also offenbar auch der Unterschied von Qualität und Intensität strittig. Wie tief aber diese Fragen in spezielle Theorien der Sinne eingreifen, ist z. B. auch bei dem Grenzgebiet zwischen Druck und Schmerz ersichtlich, wo die Ansichten darüber geteilt sind, ob wir es mit einem gemeinsamen oder mit zwei Sinnesorganen zu tun haben. Wenn es ganz undiskutabel wäre, ob es einen fließenden Übergang zwischen Schmerz und Druck gibt oder nicht, dann wäre für diese Entscheidung das wichtige, von Helmholtz hervorgehobene Kriterium der Sinnesmodalität (die Übergangslosigkeit) immerhin gewonnen. Wie aber soll man hier über subjektive Behauptungen hinauskommen?

Charakteristisch in dieser ganzen Sache ist, daß wir in zahllosen Fällen auf Bedenken dieser Art gar nicht stoßen. Ebenso bezeichnend und prinzipiell bedeutsam aber ist, daß der Begriff der Empfindung einen Kreis von Phänomenen deckt, dessen Grenzen nicht scharf sind, sondern durch Übergänge zu empfindungsähnlichen und zuletzt nicht empfindungsartigen seelischen Phänomenen hinüberleitet. Dies gilt ganz besonders von solchen Empfindungen, welche nicht als Eigenschaften oder Vorgänge der Umwelt, sondern als Zustände des eigenen Leibes erlebt werden: Beklemmung, Hunger, Durst, Atemnot, Schwindel, Harn- und Stuhldrang, Wollust, Ekel, Nausea u. v. a. Sie, einer experimentellen Analyse viel weniger zugänglich, entbehren z. T. des Empfindungscharakters keineswegs, und man kann nicht sagen, daß die sog. Projektion, d. h. die Bindung an etwas Gegenständliches, im Raum der Umwelt zur echten Empfindung gehöre. Das Kriterium der Gegenständlichkeit im Raum ist überdies selbst wieder inso-

fern nicht zwingend, als gerade auf dem Gebiete der Haut- und Muskelsinne, aber auch der Organempfindungen (Fremdkörpergefühle) die Beziehung auf den eigenen Leib und die auf ein Fremdobjekt untrennbar verschmelzen können. Auch kann die Wahrnehmung von eigenen Gliedern den Charakter der Gegenständlichkeit annehmen.

Nicht allein die Abgrenzung zwischen Empfindungen und diesen z. T. sog. Gemeingefühlen ist vielfach unbestimmt. Der Sprachgebrauch von Worten wie Gefühl, Schmerz, Lust kündigt auch das Sichüberschneiden der Bezirke von Affekt und Empfindung an. Nur zu streifen haben wir dann die analogen Grenzstreitigkeiten zwischen Empfindung und *Vorstellung* [vgl. die Zusammenstellung von Stumpf[1])], die seit den Untersuchungen von Jaensch einer Schlichtung ferner sind als je. Wir haben auf die Deutung all dieser Grenzschwierigkeiten später zurückzukommen.

IV. Empfindungen und Empfindungsqualitäten.

Während es sich bei den beiden besprochenen Abgrenzungen des Empfindungsbegriffes vielfach um Übergänge zu psychischen Inhalten handelt, welche entweder nicht als sinnliche oder nicht als durch die unmittelbare Tätigkeit der Sinnesorgane bedingte gelten, müssen jetzt solche Seiten der Sinnestätigkeit erörtert werden, welche wiewohl als sinnliche, doch nicht als empfindungsartige anerkannt sind. Da auch in diesen, die *Ordnung der Empfindungen* betreffenden Fällen die Abgrenzung gegen den Empfindungsbegriff ähnliche Schwierigkeiten macht, so ist die Erörterung zu verschieben, welche Bedeutung der Tatsache der fließenden Grenzen ganz im allgemeinen zukommt.

Es handelt sich hier um die ganz vielfältigen Möglichkeiten, Empfindungen nicht nur zu erleben, sondern auch zu ordnen und als geordnete zu erleben.

Wir haben einige einfachste Fälle solcher Ordnungen in abstrakter Weise bereits mehrfach berührt, besonders bei der Erörterung der Empfindungsurteile und ihrer Hauptarten. Hier sind aber weniger die logischen, also von der Urteilsfunktion ausgehenden Spielarten zu betrachten, als vielmehr die sachlichen und objektiven Arten, nach denen Empfindungen untereinander unterschieden und verglichen werden sollen.

Die erste derartige inhaltliche Ordnung ist die nach der *Qualität* der Empfindung. Es handelt sich hier darum, über das bloße Verschiedenheitsurteil hinaus von den Qualitäten und ihren Verhältnissen untereinander bestimmtere und systematische, naturgesetzliche, erklärende, beschreibende Aussagen machen zu können. Wie v. Kries[2]) ausführlich darlegt, kann dabei vom Reiz, vom Empfänger und von der Empfindung selbst ausgegangen werden. In jedem Falle stößt man auf bestimmte Tatsachen, aber naturgemäß auf sehr verschiedene Probleme und auch Einteilungen. Beim Reiz werden die Energiearten und Denkformen der messenden Physik, auch der physikalischen und der reinen Chemie vorherrschen, bei den Empfängern der anatomisch-physiologische Begriff des Organs, bei der Empfindung selbst aber die psychologische Anschauung, die im sinnlichen Erlebnis liegenden Werte, Selbstbeobachtungen. Der Versuch, diese drei Gruppen zu verbinden, läßt nun sogleich die bei Besprechung des psychophysischen Verhältnisses bereits angeschnittenen Fragen wieder aufleben. Es gilt nun auch heute noch als die entscheidenste Errungenschaft der neueren Sinnesphysiologie die Einsicht, daß für die Qualität der Empfindungen nicht

[1]) Stumpf: Abh. d. preuß. Akad. d. Wiss., phil.-hist. Kl. 1918, Nr. 1.
[2]) v. Kries: Allgemeine Sinnesphysiologie, III. Kapitel.

der Reiz, sondern der durch den Reiz erregte Empfänger und die Kette von physiologischen Vorgängen, welche sich an die Erregung des Empfängers anschließen, maßgebend sei. Nicht darauf kommt es in erster Linie an, was für ein Reiz den Organismus trifft, sondern welches Organ er trifft. Man kann diese, von Joh. Müller[1]) zunächst für den Sinnesnerven ausgesprochene Lehre auch in ihrer geschichtlichen Entwicklung nur verstehen, wenn man nicht vermeint, eine Entscheidung fordern zu müssen, ob sie gilt oder ob sie nicht gilt. Vielmehr geht der ganze Streit eigentlich nur darum, wie weit sie gilt und wie weit sie nicht gilt. Die entscheidende Beweislast für die Lehre von den *spezifischen Sinnesenergien* ruht auf Versuchen, ein Sinnesorgan nicht mit den Reizen zu erregen, für welche es vermöge seiner besonderen Anpassung am empfänglichsten ist [spezifische Disposition W. Nagels[2])], also nicht mit „adäquaten" Reizen, sondern mit anderen, sog. inadäquaten Reizen. Dann ist zu beobachten, ob die eintretende Empfindung einem adäquaten oder ob sie einem inadäquaten Reiz entspricht. Wenn bei inadäquater, z. B. elektrischer oder mechanischer Reizung des Auges trotzdem eine Lichtempfindung eintritt, so ist das Prinzip der spezifischen Sinnesenergie bestätigt. (Man kann auch, von der Empfindung ausgehend, diese Lichtempfindung als eine in bezug auf den mechanischen usw. Reiz inadäquate Empfindung nennen.) Soviel ich übersehe, ist nun dort, wo eine solche inadäquate Reizung eines Sinnesorgans in reiner Weise überhaupt gelungen ist, auch eine Bestätigung der Lehre von Joh. Müller vorhanden gewesen, während ihm entschieden zuwiderlaufende Beobachtungen fehlen. Aber nicht zu verkennen ist, daß das beigebrachte Material z. B. nach dem Urteil von J. v. Kries[3]) ein recht fragmentarisches ist. Vor allem bleibt darum ungewiß, ob eine Anwendung des Prinzips in Frage kommt, die weiterginge als die von Joh. Müller selbst bevorzugte. Helmholtz, der geneigt war, in Joh. Müllers Lehre eine an Bedeutung „dem Gravitationsgesetz vergleichbare" Entdeckung zu erblicken, hat bekanntlich in seiner Theorie der Gesichts- und der Gehörsempfindungen Gebrauch für einzelne innerhalb des Kreises eines Sinnes, z. B. des Auges liegende Differenzierungen von ihr gemacht, so, als ob auch für einzelne Farbenqualitäten ein besonderer Sinnesnerv, gleichsam also ein eigenes Organ vorhanden wäre. Während also in der ursprünglichen Fassung das Prinzip nur für „Modalitäten" gelten sollte, galt es hier auch für „Qualitäten" innerhalb einer Modalität. Indessen versagen für diese erweiterte Form des Prinzips die direkten Beweise beim Auge und Ohr. Sie stützt sich auf indirekte und besonders den Mischungsgleichungen und den Komponentenlehren entnommene Argumente. Bei der Haut wiederum ist der Fall gegeben, daß man inadäquate Reizungen zwar vornehmen kann, daß aber die örtliche und organologische Trennung der den vier Hauptqualitäten (Druck, Schmerz, kalt, warm) dienenden Receptoren nicht ebenso sichersteht wie etwa die des Auges vom Ohr.

Selbst diejenigen, welche einer sehr weitgehenden Anwendbarkeit der Lehre von den spezifischen Sinnesenergien zuneigen, pflegen heute meist nicht zu leugnen, daß ein spezifischer Receptor denn doch je nach der Beschaffenheit des Reizes noch eine gewisse qualitative Mannigfaltigkeit von Erregungen und entsprechenden Empfindungen zu leisten vermag. Dies würde also bedeuten, daß die Mannigfaltigkeit der Qualitäten keinesfalls *nur* durch eine Mischung von verschiedenartigen Receptoren oder Komponenten erklärbar ist. Die früher aufgeworfene Frage, ob der Ort oder die Art der nervösen Erregung maßgebend für die damit verbundenen Empfindungen sei, wäre dann dahin zu entscheiden,

[1]) Müller, Joh.: Handb. d. Physiol. d. Menschen II, 2; V. Buch. Coblenz 1837.
[2]) Nagel: Nagels Handb. Bd. III, S. 5. 1905.
[3]) v. Kries: Allgemeine Sinnesphysiologie, S. 45.

daß jedenfalls die Art der Erregungsabläufe von Bedeutung, soweit aber das Prinzip der spezifischen Sinnesenergie Geltung hat, wohl auch der Ort, an dem eine Erregung vor sich geht, entscheidend ist. Die weiteren Aufgaben der Sinnesphysiologie würden also darin liegen, diese beiden Momente noch weiter und genauer festzustellen. Dabei ist aber der ungeheuer komplizierte Bau und die, je weiter zentralwärts wir die Bahnen verfolgen, immer mannigfaltigere Verbindung mit anderen Leitungs- und Zellsystemen und die dadurch wieder erschwerte klare Abgrenzung von großer Bedeutung. Eindrucksvoll ist dabei die große anatomische Monotonie der eigentlichen Leitungsbahn. Ist man geneigt, hier die der allgemeinen Experimentalphysiologie geläufigen Vorstellungen als maßgebend zu betrachten, so das Alles- oder Nichts-Gesetz und die feststehende Einförmigkeit der Erregungswelle, so bleiben, um verschiedene Arten der Erregung auszudrücken, tatsächlich nur sehr wenige Variable: die *Zahl* der beanspruchten Fasern, die *Zahl* und allenfalls der besondere *Rhythmus* der in ihnen fortlaufenden Erregungswellen. Die oft außerordentliche Mannigfaltigkeit der Empfindungen eines bestimmten Gebietes müßte dann in diesen Variabeln als lediglich durch eine Art von Formelsprache ausgedrückt gedacht werden. Indes ist eine solche Vorstellung auch dann noch nicht unvermeidlich, wenn wir jene Anschauungen von der Natur des Erregungsablaufs als richtig und als erschöpfend zugeben. Denn, wie früher bemerkt, ist es eine nicht im geringsten gewisse Annahme, daß für die Empfindungen nur die zentralen und nicht auch schon die peripherstenOrganteile entscheidend sind. Diese aber zeigen eine solche strukturelle Mannigfaltigkeit, welcher durchaus nicht nur der geschilderte einförmige Erregungsprozeß der Nervenfaser einzuwohnen braucht. Ist dem so, dann hat der ganze Begriff des „Transformators" eine nur sehr bedingte Anwendbarkeit auf das durch das Sinnesorgan hergestellte Verhältnis zwischen Reiz und Empfindung. — Noch eine zweite Möglichkeit, die qualitative Mannigfaltigkeit mit der Monotonie der physiologischen Vorgänge in Einklang zu bringen, spielt eine Rolle in den Theorien. Es ist der Gedanke, daß wir allein durch *quantitativ* verschiedene *Mischung* zweier oder dreier physiologischer Vorgangsarten (Grundqualitäten, Komponenten) natürlich eine beliebig große Mannigfaltigkeit von Mischungsverhältnissen und damit eine beliebig große Qualitätenreihe hervorbringen können. Ein solcher Gedanke liegt bekanntlich der Helmholtzschen Farbentheorie zugrunde. Eine verwandte dritte Möglichkeit ist dann die, nicht auf das *Resultat* einer solchen Mischung, sondern überhaupt nur auf das *Verhältnis* zweier nebeneinander herlaufender Vorgänge oder Komponenten als das Maßgebende Wert zu legen. Nimmt man, um gewissen Vorstellungen über den Stoffwechsel Rechnung zu tragen, an, daß die beiden Vorgänge eine gegensätzliche Bewegung (wie Assimilation und Dissimilation) darstellen, so ist man bei den Theorien angelangt, welche Hering[1]) für die Farben- und die Temperaturempfindungen besonders ausgebildet hat.

Da nun, wie schon angedeutet, je nach dem Ausgangspunkt von den Verhältnissen der Reize oder der Organe oder der Empfindungen recht verschiedene Einteilungssysteme und Erklärungsprinzipien sich als die geeignetsten herausgestellt haben, so lag es nahe, dem Rechnung zu tragen, indem man — zumal angesichts des außerordentlichen Strukturenreichtums, z. B. von der Retina an bis zur Sehrinde — überhaupt nicht ein völlig einheitliches Funktionsgesetz für den Gesamtprozeß, sondern eine Anzahl hintereinandergeschalteter Apparate mit verschiedenen Funktionsprinzipien annahm. Dieser Gedanke ist zuerst von v. Kries für die Theorie des Farbensehens durchgeführt und als Zonentheorie bezeichnet worden.

[1]) Hering: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-physik. Kl. III, S. 69. 1874.

Es kommt aber für die Frage der Qualitäten noch ein weiteres in Betracht. Bisher gingen wir davon aus, daß der zwei verschiedenen Empfindungsqualitäten zugrunde liegende physiologische Unterschied entweder in mehr physikalischen oder in chemischen Differenzen der Erregungsvorgänge bestehe. Ihre Intensität, Frequenz, Rhythmik, räumliche und zeitliche Ausbreitung, Ordnung und Gestalt, evtl. ihr chemischer Charakter wäre dann das der Qualität Korrespondierende. Nun stoßen wir aber auf die Tatsache, daß die soeben aufgezählten Bestimmungen und Verhältnisse sich unter Umständen selbst als solche im Bewußtsein geltend machen können, indem z. B. eine Sukzession zweier Erregungen eben nicht als besondere Qualität, sondern als Sukzession erlebt oder, wie man hier zu sagen pflegt, *wahrgenommen* wird. Fassen wir also den Fall einer Wahrnehmung solcher *formaler* Bestimmungen ins Auge, so kämen wir zu dem zunächst paradoxen Ergebnis, daß ihre physiologische Repräsentation durch dieselbe Art von Vorgängen erfolgen müsse, wie die der Qualitäten. Auch hier erhebt sich schon vom physiologischen Gesichtspunkt aus wieder die Frage, wo hier eigentlich die Grenze liegt, worin das, was darüber entscheidet, ob sich jene Verhältnisse im Bewußtsein als eine Empfindungsqualität oder als eine formale (z. B. zeitliche, räumliche) Ordnung von Empfindungsinhalten widerspiegeln.

Läßt man die Voraussetzungen dieser Fragestellung einmal als richtig gelten, dann wird man die Lösung erst durch Heranziehung einer Anzahl weiterer Tatsachen finden können. Bisher wurde nämlich die ganze Frage der Korrespondenz von Empfindungsqualität und physiologischem Prozeß lediglich so betrachtet, als ob für die Empfindung und ihre Qualität nichts maßgebend wäre als ein nervöser Erregungsprozeß, welcher in dem mit der Empfindung gegebenen Zeitabschnitt an einer gewissen Stelle des Nervensystems abliefe. Alles spricht nun dafür, daß diese Vorstellung insofern unzutreffend ist, als sie den Vorgang zeitlich und örtlich isoliert. Es ist aber für die Empfindungen wie die Wahrnehmungen und ihre Ordnungen unzweifelhaft, daß sowohl diejenigen Vorgänge, welche einem Sinnesvorgange vorhergehen, wie die, welche ihn gleichzeitig an anderen Orten der Substanz begleiten, von allergrößtem, vielfach entscheidendem Einfluß sind. Nicht also der aktuelle Reiz und das unmittelbar und nur durch ihn bestimmte physiologische Geschehen ist eine hinreichende Bedingung der Empfindungen und Wahrnehmungen, sondern außerdem eine beträchtliche Reihe anderer, in Vorgeschichte und Mitwelt dieses nur in der Abstraktion isolierbaren aktuellen Prozesses liegender Momente kommt hinzu. Diese hinzukommenden Bedingungen sind von v. Kries[1]) als *akzessorische* bezeichnet worden, und er bespricht unter diesem Titel hauptsächlich folgende Erscheinungen: die sog. Ermüdung, die Umstimmung, die Adaption der Sinnesorgane, Veränderungen also, welche teils darin zum Ausdruck kommen, daß ein auf einen ersten Reiz folgender zweiter Reiz derselben Beschaffenheit eine andere Empfindung auslöst, oder auch darin, daß die durch den ersten Reiz bedingte Empfindung auch nach dessen Aufhören in gleicher oder veränderter Weise fortdauert, abklingt. Hierher gehören also z. B. die Erscheinungen des sukzessiven Kontrastes, der Nachbilder. Ferner sind anzureihen die Tatsachen der sog. Irradiationen, der Simultankontraste, der gegensinnigen Induktion, bei welchen also an die Art des Zusammenwirkens eines vom Reiz erregten Gebietes in einem Sinnesfeld mit vom Reiz nicht getroffenen, aber mehr oder weniger benachbarten Gebieten zu denken ist. Diese Erscheinungen sind nun immerhin sowohl zeitlich wie örtlich begrenzt. In dem Ausmaß, in dem sie auftreten, besagen sie nur, daß

[1]) v. Kries: Allgemeine Sinnesphysiologie. S. 64 u. 254 ff.

eine Theorie einer Qualität oder einer Wahrnehmung einen zeitlich und räumlich etwas größeren Kreis von Vorgängen in Betracht zu ziehen hat, als es zunächst scheinen mag, wenn man ihn nur als Wirkung eines in einem gegebenen Augenblick aktuellen Reizes betrachten wollte. Aber wir haben weiter zu fragen, ob derartige „akzessorische" und mit diesem Namen doch in zweite Linie gestellte Bedingungen nicht in Wahrheit eine noch viel ausgedehntere und viel ursprünglichere Bedeutung haben. Was damit gemeint ist, läßt sich rasch andeuten, wenn wir etwa daran denken, daß in den neueren Sinnestheorien oft gefragt wurde, welche Bedeutung die Erfahrung, ja die über die individuelle Erfahrung noch hinausgehende stammesgeschichtliche Erfahrung, die phylogenetische Vorgeschichte für die Gestaltung eines Sinnesvorganges habe. Daneben ist namentlich neuerdings eine Auffassung hervorgetreten, welche annimmt, daß überhaupt in jedem Sinneserlebnis nicht die Leistung irgendeines Teiles der gesamten nervösen Organisation, sondern jederzeit diese selbst als ein Ganzes beteiligt sei, so daß es eine einzelne Sinnesleistung, ein einzelnes Sinnesgebiet in Wirklichkeit genau so wenig gäbe wie einen „reinen" Reflex — auch dieser ist ja z. B. von Sherrington[1]) als eine pure Abstraktion bezeichnet worden. Obwohl diese Erwägungen auch für die Empfindungen Bedeutung haben, sind sie doch bisher für Wahrnehmungen durchsichtiger herausgearbeitet und wir werden sie daher erst nach einer genaueren Betrachtung der Wahrnehmungen fortspinnen.

Bisher sind in der Hauptsache nur diejenigen Versuche einer Ordnung der sinnlichen Qualitäten besprochen worden, welche bei dieser Aufgabe von den physiologischen und also materiellen Prozessen ausgehen. Mit der Anerkennung des Prinzips der spezifischen Sinnesenergie für einen gewissen Umkreis von Erscheinungen erledigt sich, wie man sieht, ein Versuch, statt dessen von der *Art der Reize* auszugehen, von selbst; diese würden aber vielleicht für solche Qualitätsunterschiede, die nicht durch spezifische Sinnesenergie bedingt sind, doch bestehen bleiben. Eben um dieses Umstandes willen ist der Unterschied zwischen spezifischen und nicht spezifischen Sinnesenergien heute wohl bedeutsamer, als der von Helmholtz[2]) eingeführte von Modalität und Qualität. Als Kriterium der Modalität nahm er hauptsächlich das an, daß ein kontinuierlicher Übergang von einer Modalität zur anderen nicht möglich sei, was bei Sehen und Hören einleuchtend, aber bei Schmecken und Riechen oder beim Verhältnis akustischer und taktiler, taktiler und schmerzhafter oder traumatischer Empfindungen bereits ein weniger zweifelsfreies Kriterium ist. Qualitäten wären nach dem Sprachgebrauch von Helmholtz die nur innerhalb einer Modalität vorhandenen Empfindungsunterschiede nicht quantitativer Art. Wenn man nun versucht, die etwa nicht durch spezifische Sinnesenergie bedingten Qualitäten auf die Art der Reize zurückzuführen, so kann man dabei keinen anderen Definitionen und Sacherklärungen folgen, als die Physik (oder Chemie) es auch tut. In der Regel wird es also dabei auf Schwingungszahlen, Energiewerte und deren örtliche Verteilung u. dgl. mehr hinauslaufen. Diese können wir zusammenfassend als die *physikalische Reizgestalt* bezeichnen. Wenn sich herausstellt, daß bestimmte Unterschiede der physikalischen Reizgestalt psychologisch schließlich als Qualitäten der Empfindungen zum Eindruck gelangen, dann liegt hier eben zu vermuten, daß auch die physiologischen Prozesse mindestens eine Strecke weit von der physikalischen Reizgestalt in funktionaler Abhängigkeit stehen und daß eine der physikalischen mehr oder weniger ähnliche physiologische Erregungs-

[1]) Sherrington: Integrative action of nervous System. London 1906.
[2]) Helmholtz: Die Tatsachen in der Wahrnehmung. Vorträge und Reden, abgedr. in Erkenntnistheoret. Schriften 1921.

gestalt zugrunde liegt. Ob und welche weiteren Transformationen mit dieser letzteren geschehen, läßt sich aus den bereits besprochenen Theorien (Komponententheorien, Zonentheorien) entnehmen. Wie es mit diesen aber auch stehe, so liegt im ganzen gesehen hier eben der klare Fall vor, wo die Entstehung der Qualität als solcher völlig unbegreiflich bleibt, auch gar nicht Inhalt einer vernünftigen und wissenschaftlichen Frage ist — es sei denn eben der bloß erkenntnistheoretischen Feststellung, daß man so gerade *nicht* fragen dürfe. Es liegt der Fall vor, an dem mehr wie an jedem anderen deutlich wird, worin die von der Philosophie der Neuzeit proklamierte „bloße Subjektivität" der Empfindungen eigentlich besteht: nicht in ihrem Daß, sondern in ihrem Was. Es ist die schlechthinige Andersartigkeit und Unvergleichbarkeit der Empfindung mit dem Reiz und dem physiologischen Vorgang.

So scheint der dritte mögliche Weg, zur Einteilung und Ordnung der Qualitäten zu gelangen, der psychologische, von vornherein eben ein unmöglicher zu sein, sofern auf ihm etwas für die Physiologie nützliches zu finden sein soll. Indes ist schon in der Einleitung zu diesem Abschnitt auf die praktische Unmöglichkeit, sich rein auf den Kriteriumswert der Empfindungsqualitäten zu beschränken, hingewiesen worden, weil eben bereits die Feststellung, was eine Empfindung, was eine Qualität sei, eine gewisse psychologische Einsicht und Beurteilung voraussetzt. Allein mit dem Urteil gleich oder ungleich kommen wir nicht aus. Um auch nur irgendeine geordnete *Reihe* von solchen Empfindungsurteilen bilden zu können, müssen wir doch wissen, daß die Glieder dieser Reihe sachlich zusammengehören, und dies vermögen wir nur durch die *Ähnlichkeits*beziehung. Dieser bisher noch nicht besprochene Begriff weist auf eine Eigentümlichkeit der Empfindungen hin, die in gleicher Weise Voraussetzung fast jeder sinnesphysiologischen Untersuchung wie auch Nötigung zur Anwendung *nur*-psychologischer Methoden und Gesichtspunkte ist. Die Ähnlichkeit von blau und lila, die größere von himmelblau und Berlinerblau, die geringere von blau und grün zeigen die Abstufbarkeit dieser Beziehung; der Unterschied von solcher Ähnlichkeit von den anderen der Sättigung (blau und blaßblau) und der Intensität (starke und schwache Beleuchtung) zeigen sofort auch die eigentümliche Mannigfaltigkeit nicht allein der Grade, sondern auch der Arten oder Richtungen der Ähnlichkeitsbeziehungen. Es unterliegt keinem Zweifel, daß es in einer Reihe von Fällen gelingt, mit Hilfe solcher Ähnlichkeitsgesichtspunkte geordnete Systeme in die Mannigfaltigkeit der Empfindungen hineinzutragen, daß dies durch eine rein psychologische Arbeit geschehen kann und daß dann nachträglich sich wiederum auf dem Gebiete der Reize und der physiologischen Vorgänge diejenigen materiellen Faktoren herausheben lassen, welche jenen Systemordnungen eindeutig zugrunde liegen, ihre Berechtigung also gleichsam retrospektiv erweisen. Eine solche vergleichende Legitimierung lenkt dann die psychologische Methode wieder zurück in die Bahnen einer eigentlichen Sinnesphysiologie. Wer die neuere Entwicklung verfolgt, wird zugeben müssen, daß dieser von Hering bevorzugte, aber von Helmholtz und v. Kries nicht verschmähte Weg von steigendem Nutzen für die Auffindung neuer physiologischer Probleme geworden ist. Daß er aber ohne jene rein-physiologische Rückversicherung auch zu Denkgebilden führen kann, die eigentlich nur unter dem Schutz der Undiskutierbarkeit stehen, weil sie weder zu beweisen, noch zu widerlegen sind, dafür bedarf es wohl keiner namentlichen Beispiele. Im Rahmen aber einer durch beständige Vergleichung psychologischer Empfindungsähnlichkeiten mit bestimmten Reizeigenschaften gesicherten Sinneserforschung treten dann zunächst keine neuen als die bisher schon besprochenen Probleme auf. Auch wenn die Helmholtzsche Theorie der Klangfarbe sich als unzutreffend erwiese,

würde ihre Ersetzung durch eine in methodischer Beziehung ebenso begründete in den Grundsätzen nichts ändern.

Dies ist erst dann der Fall, wenn eine rein psychologische Untersuchung den weiteren Schritt tut, die sinnliche Welt in noch viel weitergehender Weise als eine selbständige, in sich einheitlich und eigentümlich aufgebaute zu verstehen, in der man nicht nur Tabtestände und Ähnlichkeitssysteme, sondern auch wo nicht Erklärungen, so doch *Wesens*bestimmungen ohne die Zuhilfenahme der materiellen Erfahrungswelt (also der Physiologie und Physik) aufsuchen könne. Eine so vorgehende Forschung müssen wir im Unterschiede zu der bisher als psychologisch bezeichneten eine *phänomenologische* nennen. Zu einer solchen *Phänomenologie der Sinne* lassen sich Vorstufen und entschiedene Beiträge eigentlich vom ersten Beginn der modernen Sinnesphysiologie an auffinden, ja sie sind zur Zeit von Purkinje, Goethe, Joh. Müller vielleicht deutlicher als in mancher späteren Epoche. Aber in neuerer Zeit geht es schon darum nicht an, diese Bewegung beiseite zu schieben oder gewähren zu lassen, weil sich mit ihr eine tiefgehende Kritik an der Berechtigung des Empfindungsbegriffes und Qualitätsbegriffes selbst verbindet. Wir sehen davon ab, daß eine phänomenologische Sinnespsychologie der Elementar- und Assoziationspsychologie den Titel einer wirklichen Psychologie abzuerkennen pflegt. In der für die Sinnesphysiologie maßgebenden Literatur pflegen diese Dinge gar nicht in der prinzipiellen, theoretischen und reinen Form hervorzutreten, sondern vielmehr die Mischung der Gesichtspunkte vorzuherrschen. Die wirklichen und viel verabscheuten Verirrungen der Assoziationspsychologie fallen wirklich fast nur den Psychologen und Philosophen zur Last. *Sie* haben das Verdienst ihrer Überwinder ermöglicht; die führenden Physiologen haben eigentlich zu keiner Zeit der Meinung gehuldigt, man könne die Sinneswahrnehmungen durch ein baukastenartiges Aneinanderreihen und Zusammensetzen von Empfindungen begreiflich machen.

Die Frage, ob überhaupt „reine" Empfindungen jemals vorkommen, wird z. B. von v. Kries deutlich verneint. Allerdings würde auch an seinem Standpunkte sich manches ändern, wenn man statt von der Empfindung von der Wahrnehmung als dem unter allen Umständen Ursprünglichen ausginge. Obwohl nun die phänomenologische Kritik an der Sinnesphysiologie vielfach mit der Gleichsetzung von Wahrnehmung und Empfindung operiert, obwohl der Streit darum geht, was denn eigentlich elementar und einfach, was komplex und zusammengesetzt in den sinnlichen Gegebenheiten sei, so würden uns gerade diese Fragen an dieser Stelle wieder nur in Definitionskämpfe hineinführen. Der Kern der Sache liegt an anderer Stelle. Nur weil die Frage der Phänomenologie so eng mit dem Problem der Wahrnehmungen verschlungen ist, verbinden auch wir es hier mit der Erörterung der Ordnung der Empfindungen in nicht-qualitativer, also vor allem in intensiver, räumlicher und zeitlicher Hinsicht. Wenn wir diese Erörterung unter dem Titel der Wahrnehmungen vornehmen, so hat dies einen doppelten Grund. Einmal einen historischen, da seit Helmholtz[1]) vor allem die räumlichen Bestimmungen des Gesichtssinnes als Wahrnehmungen bezeichnet wurden. Zweitens aber den anderen, daß das Problem der Wahrnehmung gegenwärtig im Mittelpunkt der Auseinandersetzung der Ansprüche der Psychologie bzw. Phänomenologie mit denen der Physiologie steht.

Wie sich hier ohne weiteres zeigt, beruht diese Problemverschlingung darauf, daß, wie es eben in der ganzen Aufgabe einer Wissenschaft vom Sinnlichen liegt,

[1]) Helmholtz: Physiologische Optik Bd. III.

hierzu immer beides vorausgesetzt wird: 1. das Sinnliche zu erleben, es zu haben, und dann 2. darüber zu urteilen. Je nach der Art, wie man sich diese beiden Dinge verknüpft denkt, kommen die verschiedenen Meinungen über Empfinden und Wahrnehmen zustande. Wo hört das sinnliche Gegebensein auf, wo fängt das Urteil darüber an? Inwiefern wird jenes durch dieses verarbeitet, geformt, umgeformt und so vielleicht sogar gefälscht? Liegt die Grenze zwischen Gegebenem und Verarbeitetem schon beim bloßen Empfinden? oder schließt das Gegebene die räumlichen und zeitlichen Bestimmungen des Empfundenen mit ein? Sind diese Bestimmungen selbst nur eine besondere Art des Empfindbaren, also auch Empfindung? Oder im Gegenteil ein Gesetz a priori der Erkenntnis? Auf alle derartige Fragen ist die Antwort offensichtlich gleichbedeutend mit der Aufstellung einer bestimmten Erkenntnistheorie. Denn es handelt sich hier nicht allein darum, ob alle die angedeuteten Akte oder Funktionen rein und nur psychologisch oder nur physiologisch fundiert sind oder beides — sondern auch ferner darum, ob es sich beim Urteilen und bei den Formen, in denen das Sinnliche erscheint, überhaupt um Dinge psychologischer und nicht vielmehr nur logischer oder geltungstheoretischer Natur handelt. Nicht allein Verhältnis und Gebietstrennung von physiologischer und psychologischer, sondern auch von dieser und logischer Sphäre stehen zur Debatte. So interessant der Ausblick auf diese Kampffelder moderner Philosophie ist, so sind doch für unsere Aufgabe die von verschiedenen Seiten getroffenen Entscheidungen weniger wichtig, als das, was die Sinnesphysiologie immer wieder in sie hineintreibt. Die Frage, in welchem Sinne ein Urteil ein psychologischer Vorgang genannt werden könne, in welchem Sinne es, wenn psychologisch, auch durch bestimmte physiologische Vorgänge repräsentiert und fundiert gedacht werden müsse, diese Frage scheint mir doch mehr dialektischer als durch Beobachtungen entscheidbarer Natur zu sein. Das Verhältnis von Sinnlichkeit und Verstand gewinnt sein entschiedenes Interesse auch für uns eben erst dort, wo wir anstatt über die Unterbringung der Erscheinungen in vorher definierten Gruppen zu sinnen, dazu übergehen, ihre reale Abhängigkeit voneinander und ihre wirkliche Wesensart und Bedeutung zu entscheiden. Z. B. ist als besonders wichtig der Fall hervorzuheben, wo ein sinnlicher Eindruck sich wesentlich ändert, ohne daß am Reiz eine Veränderung vor sich geht. Ein solcher Fall sind die sog. Inversionen von Figuren (z. B. der Treppe von Schröder), die Umschlagsphänomene vom Eindruck eines Schattens zu dem eines Fleckes („Beleuchtung" und „Deckfarbe") u. dgl. m. Wenn in solchen Fällen eine *physiologische* Grundlage für die Differenz der Wahrnehmung postuliert wird, so ist dies immerhin vorläufig auch nur ein Postulat. Was in unserem gegenwärtigen, auf Prinzipielles gerichteten Zusammenhang wichtiger erscheint, als die Frage, ob eine physiologische Fundierung vorliegt oder nicht, ist vielmehr die Anerkennung, daß im Sinnlichen eben ein *gegenständlicher Gehalt* mitgegeben ist, der sich der Bearbeitung durch die ganze Methode der *Reiz*physiologie entzieht. Dieser gegenständliche Gehalt tritt zwar bei den angezogenen Beispielen eben wegen seiner Unabhängigkeit von Eigenschaften der Reize besonders deutlich hervor, aber er haftet eben doch jedem sinnlichen Erlebnis geradezu dominierend an: das zwingende Bewußtsein, daß nicht „meine Empfindung" rot ist, sondern jener Apfel, daß nicht „meine" Empfindung „bloß subjektiv" ist, sondern daß ich *Dinge* und *ihre* Eigenschaften sehe, höre, fühle. Über diesen Tatbestand immerfort sich durch erkenntnis- und sinnes*theoretische* Überlegungen hinwegzusetzen, ist um so inkonsequenter, als gerade die Sinnesphysiologie darauf beruhen möchte, der Bewußtseinsinhalte in möglichst ungeschminkter und unvoreingenommener Weise inne zu werden. Es dürfte unzulässig sein, den leisesten Nuancen des „psychologischen" Tatbestandes überall

zu folgen, und doch den zwingenden Realismus des gegenständlichen Erlebens der Sinne beständig umzudeuten in ein bloßes Icherleben. Wenn aber gerade ein beträchtlicher Teil der wesentlich gegenständlichen Bestimmungen sich auf reizphysiologische Weise nicht erklären läßt, so fordert dies in der Tat zu einer sehr grundsätzlichen Prüfung ihres Wertes auf.

Das Problem des Sensualismus liegt für die Lehre von den Sinnen also keineswegs nur darin, *wieviel* von den Wahrnehmungen und Urteilen wir mit hineinrechnen dürfen in den Herrschaftsbereich der Sinnestätigkeit oder der von ihr abhängigen psychischen Tätigkeit. Sondern es greift viel tiefer an die Frage, was denn eigentlich von der *Gegenständlichkeit* des Sehens, Hörens, Riechens usw. zu halten sei. Denn diese Gegenständlichkeit haftet nicht allein denjenigen sinnlichen Akten an, deren Urteilsartigkeit vielleicht besonders einleuchtend erscheint, sondern ganz ebenso der unmittelbarsten und primitivsten Empfindung. Man hat nun vielfach geglaubt, diese Gegenständlichkeit als eine psychologische Eigentümlichkeit des Sinnlichen neben andere stellen zu können und wurde darin vielleicht bestärkt dadurch, daß diese Gegenständlichkeit einem Teil der Empfindungen zuzukommen schien, einem anderen aber nicht. Optische Empfindungen z. B. werden eigentlich ausnahmslos auf äußere Gegenstände bezogen und wurden daher als objektivierte Empfindungen bezeichnet, Schmerzen dagegen auf den eigenen Leib oder den eigenen Zustand und gelten also als subjektivierte Empfindungen. Ähnlich sprach man wiederum besonders beim Gesichtssinn von einer exzentrischen Lokalisation oder Projektion und meinte damit, daß wir die Empfindungen nicht in die Augen oder das Gehirn, sondern in eine entfernte Umwelt „verlegen". Allein diese Unterscheidungen treffen nicht das, was wir hier unter der Gegenständlichkeit der Sinne verstehen. Ausdrücke wie „beziehen der Empfindungen" und „verlegen der Empfindungen" gehen bereits von der Anschauung als einer feststehenden aus, daß eine unbewußte Konstruktion und gleichsam ein insgeheimer Trugschluß des Sinnesvorganges darin liege, daß wir die Farbe *dort* sehen, welche ja doch bloß in der Seele existiert. Allein diese Voraussetzung, die ja offenbar nur durch das physikalische, also rein intellektuell begründete Wissen von der wellenförmigen oder elektromagnetischen Natur des Lichtes entstanden ist, ist eben nur der Ausgangspunkt einer petitio principii. Nur wenn wir die physikalische Theorie des Lichtes und die sinnesphysiologische Theorie des Sehens angenommen haben, kommen wir überhaupt dazu, von Objektivierung, Projektion, Lokalisation als besonderen Funktionen zu sprechen. Tun wir dies, dann ist die weitere Folge unvermeidlich, daß das Ergebnis dieser Funktionen eine wirkliche Täuschung bewirkt, eben die, daß uns Dinge und Vorgänge der Natur in den Sinnen anders erscheinen als sie physikalisch beschaffen sind — mindestens in Beziehung auf ihre Empfindungsqualitäten. Dies aber gilt für „objektivierte" und für „subjektivierte" Empfindungen der erwähnten Art in ganz gleicher Weise, ihr Gehalt der Gegenständlichkeit erweist sich in beiden wie in jedem Falle eben als trügerisch, insofern in rebus ein anderes vorliegen soll als in sensu.

Als nächste Aufgabe ergibt sich daher zunächst, zu prüfen, ob wir dieser Situation nur hinsichtlich der Qualität der Empfindungen oder auch bei jeder anderen, also z. B. der räumlichen Bestimmtheit des Sinnlichen, gegenüberstehen. Haben wir diesen Problemkreis dann erörtert, so können wir zu der Gegenständlichkeit der Sinne zurückkehren und ihre Bedeutung und ihren Zusammenhang mit der Phänomenologie der Sinne endgültig feststellen.

V. Empfindung und Reizstärke.

Der von Fechner in seiner Psychophysik unternommene Versuch, Empfindungsstärken zu messen, ist von v. Kries[1]) von Anfang an und später zu wiederholten Malen mit Recht kritisiert und auf seine wahre Bedeutung zurückgeführt worden. Er zeigt, daß man allerdings mit Fechner bei allmählich wachsendem Reiz feststellen kann, *wie oft* sich dabei die Empfindung eben merklich ändert. Aber die Annahme, daß jeder dieser eben merklichen Empfindungszuwachse ebenso groß sei wie jeder andere, ist nicht allein willkürlich und unbeweisbar, sondern beruht überdies auf einer unberechtigten Verwechselung bzw. Gleichsetzung mathematischer und psychologischer Größenbegriffe, auf einer Verkennung der Bedingungen physikalischer Messungen, auf einer Verwechselung des mathematischen Gleichheitsbegriffes mit dem psychologischen Gleichheitseindruck. Daß die Voraussetzung einer festen Größenordnung der Empfindungen nicht zutrifft, geht auch daraus hervor, daß z. B. ein überschwelliger Unterschied zweier Empfindungen $a\,b$ dem einer anderen Stufe $c\,d$ gleich und dieser wiederum dem Unterschied einer dritten $e\,f$ gleich erscheinen kann; vergleicht man aber nun $a\,b$ und $e\,f$, so erscheinen diese Stufen evtl. ungleich. Ebenso kann man, hält man sich an unterschwellige Reizstufen, bei wachsendem Reiz die Empfindungsgleichungen $E_1 = E_2$, $E_2 = E_3$, $E_3 = E_4$ erhalten. Vergleicht man jetzt E_1 und E_4, so ergibt sich (mathematikwidrig) ein starker überschwelliger Unterschied. Damit wurde aber die *psychophysische Deutung*, welche Fechner dem Weberschen Gesetz gab, gleichfalls hinfällig. Es besagte dies sog. Fechnersche Gesetz bekanntlich, daß bei Verstärkung des Reizes die Empfindung proportional den Logarithmen des Reizes wachse (also langsamer als dieser). Vorausgesetzt, daß eine Beobachtungsreihe der Bedingung einer solchen Gleichung ($E = \log R$) wirklich genügt, so ist das Hinschreiben in dieser Form zweifellos wissenschaftlich unkorrekt, ebenso aber das Hinschreiben jeder anderen etwa korrigierten oder komplizierteren Form, bei der eben Empfindungen als mathematische Größen auftreten. Nicht die empirische Richtigkeit des Fechnerschen Gesetzes wird hier angefochten, sondern daß ihm überhaupt die mathematische Form und ein psychophysischer Sinn gegeben wird. Aus diesem Grunde wird auch die Formulierung Wundts als eine sachlich eben gar nicht greifbare beurteilt und als ein im Grunde irrelevante Umformulierung des Fechnerschen Irrtums. Wundt nämlich nimmt an, daß zwischen Reiz und Empfindung gar nicht die logarithmische, sondern eine proportionale Beziehung bestehe, daß aber es in der Natur physiologischer sowohl wie psychologischer Relationen liege, daß alles nicht auf die absoluten Größen, sondern auf deren Verhältnis ankomme und dieses allein beurteilt werden könne (sog. *psychologische Deutung* des Weberschen Gesetzes). Das ist in der Tat ebenfalls eine dem Tatbestand gerecht werdende Formulierung, aber sie fügt ihm nichts hinzu als eben das Unzulässige einer mathematischen Form.

Es ist für die Sinnesphysiologie danach jedenfalls nicht mehr von praktischer Bedeutung, daß unter den Psychologen die Ansicht Fechners, eine Empfindung habe eine meßbare Stärke, ebenfalls vielfach bekämpft wurde (Lotze, Brentano) bis zur völligen Leugnung nicht nur der Meßbarkeit oder Schätzbarkeit, sondern überhaupt jedes Vorkommens von Intensitätsunterschieden bei Empfindungen und bei psychischen Funktionen [so auch Bergson[2])]. Wie man sich hierin auch stelle, so wird an der Nichtmeßbarkeit der Empfindungen dadurch nichts geändert,

[1]) v. Kries: Vierteljahrsschr. f. wiss. Philos. Bd. 6, S. 257. 1882; Logik S. 15—20 u. 63 f.; Allgemeine Sinnesphysiologie S. 105 ff.

[2]) Bergson: Essai sur les données immédiates de la conscience.

aber auch an der Tatsache, daß man Empfindungen vermöge eines Merkmals vergleichen kann, für welches die Ausdrücke stark, stärker usw. nun einmal als charakteristisch gelten, nicht zu rütteln sein.

Unter den Physiologen, aber auch Psychologen (G. E. Müller, Ebbinghaus, Pauli) neigt man daher jetzt mehr dazu, das, was Weber als erster gefunden, nämlich, daß man einen Reiz, wie stark er auch sei, im allgemeinen um einen konstanten Bruchteil verändern muß, um eine merkliche Änderung der Empfindung zu bekommen, mit dem Verhalten anderer ähnlicher und nicht sinnesphysiologischer Reizeffekte (z. B. Muskelzuckungen) zu vergleichen und deshalb *rein physiologisch zu deuten.* Überdies sind die vielfachen, namentlich in den Grenzbereichen vorkommenden Abweichungen von Webers Gesetz Gegenstand der Diskussion und teilweise der physiologischen Erklärung.

Offenbar liegt für die sinnesphysiologischen Untersuchungen der Fall auch je nach den Sinnesgebieten und den gerade verlangten Leistungen sehr verschiedenartig. Die psycho-physiologische Literatur hat sich in ungeheuer breiter Weise mit dem Problem der Messungen und der Schwellen auseinandergesetzt[1]). Es darf aus der Ablehnung der Meßbarkeit psychischer Größen und der Ablehnung sogar der Berechtigung des Begriffes psychischer Größen nicht auf eine relative Gleichgültigkeit der psychischen Bedingungen bei Schwellenversuchen geschlossen werden. Nichts wäre falscher. Nur einige wenige der vielen hier wichtigen Punkte sollen noch erwähnt werden. Es kommt bei der psychologischen Vorbereitung und Einstellung nicht nur darauf an, daß man sich, im übrigen möglichst reizfrei, auf das gereizte Sinnesgebiet und innerhalb desselben auf einen bestimmten Inhalt einstelle. Weiteres kommt hinzu. Wenn wir z. B. Gewichtsschätzungen vornehmen, so können wir uns dabei entweder auf die im schätzenden Glied eintretenden *Empfindungen* (Druck-, Spannungsempfindungen) oder auf die objektive Größe des Gewichtes als eines schweren Gegenstandes einstellen. Wir können im zweitgenannten Falle uns auch noch verschieden verhalten, je nachdem wir bloß den *Eindruck* der *Schwere* zum Ziel nehmen oder auf eine möglichst richtige objektive *Beurteilung* der Gewichtsverhältnisse ausgehen. Dieser neue Unterschied wird besonders einleuchtend dann, wenn wir beim Vergleich zweier Gewichte einmal einen kleinen, schwachen Fingermuskel und dann die großen starken Beuger des Unterarmes verwenden, und diese beiden Hebungen vergleichen. Derartige Unterscheidungen sind auch für die zahlenmäßigen Resultate nicht gleichgültig. Es wäre aber unzutreffend, sie aufgehen zu lassen in Verschiedenheiten der Empfindungsbereiche und sie für ähnlicher Art zu halten wie die Verschiedenheiten von Farbe und Farbe oder von Farbe und Ton. Vielmehr ist es hier wiederum die Art des Gegenstandes, welcher in jedem Falle ein anderer ist, und das Moment der *Gegenständlichkeit* erweist sich auch hier als ein unvermeidlich in die Praxis und Theorie der Versuche eingehendes. Spannungsempfindung, Schwereeindruck und objektives Gewicht sind im gleichen Versuch doch drei verschiedene Gegenstände der Wahrnehmung, deren Hervortreten durch die Richtung des Aktnehmens bedingt ist und nicht aus irgendeiner Variation der Reize hervorzubringen ist. Da sich in jedem dieser Fälle durchaus nicht nur die Urteilsform, sondern auch das sinnliche Erlebnis verschieden gestaltet, so darf auch hier behauptet werden, daß eine *phänomenologische* Unterscheidung sinnlicher Vorgänge unentbehrlich war, um sie festzustellen.

[1]) Fechner: Elemente der Psychophysik. Neuausgabe von Wundt. Leipzig 1889. — Müller, G. E.: Die Gesichtspunkte und die Tatsachen der psychophysischen Methodik. Ergebn. d. Physiol. Bd. II, 2. 1903. — Titchener: Exp. Psychology II, 2. — Fröbes: Lehrb. d. exp. Psychol., Freiburg 1917 u. v. a.

Bei den Intensitätsproblemen stellt sich somit ein höchst bedeutungsvoller Sachverhalt heraus, welcher aus einer reinen Vergleichung von Reiz und Empfindung niemals erkannt, aber auch ohne sie niemals hätte bewiesen werden können. Es ist der Unterschied, ob wir im Wahrnehmen eine Umwelt *erkennen*, oder ob wir von der Umwelt einen *Eindruck* haben, oder ob wir die Veränderung des eigenen Körpers spüren. Dieser Unterschied wird auch an folgendem Beispiel deutlich. Es ist aus der Optik sehr geläufig, daß ein weißes Papier, welches im Halbdunkel objektiv weniger Licht aussendet, als ein schwarzes im vollen Tageslicht, doch weiß aussieht und dieses schwarz. Dieser Tatbestand ist nicht nur rein reizphysiologisch unerklärlich, sondern auch als Wirkung der Umstimmungs- und der Kontrastphänomene nicht verständlich. Es zeigt sich hier nur, daß die *Situation* einmal im Halbdunkel und einmal im Tageslicht zu sein als Ganzes die Bedeutung für den Eindruck besitzt, daß wir den weißen Gegenstand immer als weißen und den schwarzen Gegenstand immer als schwarzen bei jeder beliebigen Beleuchtung wiedererkennen. Hier also ist der Eindruck ohne Mitwirkung, ja gegen die Wirkung der Reize so konstant, daß das Wiedererkennen eines Umweltdinges möglich wird — es ist das Resultat jene von Hering auf „Gedächtnisfarben" zurückgeführte sog. „*Konstanz der Sehdinge*". Wir können aber auch Fälle anführen, wie den bereits erwähnten Umschlag des Eindruckes bei einem als dunkler Farbfleck aufgefaßten Schatten. Hier schlägt mit dem Wechsel der Auffassung „Fleck" zu der Auffassung „Schatten" auch der Eindruck „grau" in den Eindruck „beschattetes Weiß" um: Bei konstantem Reiz Inkonstanz des Sehdinges verbunden mit Inkonstanz des Eindruckes. (Auch hier liegt übrigens wieder ein Fall vor, in welchem die Frage, ob die „Empfindung" ihre Intensität behalte oder verändere, wohl nur im Wege des akademischen Disputes [autoritativ] entscheidbar ist.) Dieser letzte Fall unterscheidet sich von dem vorhergehenden dadurch, daß wir die *Unbeteiligtheit* der Empfindungsintensität (nicht nur Reizintensität) am Eindruck unmittelbar uns vergegenwärtigen können.

Endlich ist ein Umstand hervorzuheben, der verhältnismäßig spät in der Deutung des Weberschen Gesetzes zur Geltung gekommen ist: die Bedeutung des *extensiven Faktors*. Die Schwelle einer Empfindung oder eines Empfindungsunterschiedes muß ja in den physikalischen Eigenschaften des Reizes ausgedrückt werden. Welche Eigenschaft aber ist maßgebend? Es stellte sich immer mehr heraus, daß mehrere in Betracht kommen: bei Gewichten die Kraft, aber sowohl die auf die Flächen*einheit* wirkende (der Druck) wie auch die Gesamtkraft (also der Druck × Fläche). Hier, aber z. B. auch auf optischem Gebiet, zeigt sich, daß mit größer werdender Reizfläche oder mit Vermehrung der gleichzeitig die Fläche an einzelnen Stellen treffenden Reize der Reizwert jedes einzelnen Reizes sich ändert (in der Regel abnimmt). Der Reizwert für ein „Sinneselement" hängt somit durchaus ab von dem Erregungszustand benachbarter Elemente. Aber die ganze Betrachtungsweise, hier überhaupt vom „Element" auszugehen, ist eine genau besehen willkürliche und es ist, wie mir scheint, zu wenig beachtet worden, daß das Webersche Gesetz die Möglichkeit einer isolierten Betrachtung eines oder einiger Elemente voraussetzt. Da es nun keineswegs gleichgültig ist, auf einen wie großen Bruchteil einer Sinnesfläche sich eine gegebene Kraft oder Energie verteilt, so werden ganz andere Beziehungen auftreten, wenn wir in dieser Hinsicht Variationen zulassen. Gerade aber bei dem von Weber selbst zuerst studierten Falle, dem Druck von Gewichten auf Weichteile, wird neben dem intensiven auch der extensive Faktor durch die weitausgreifende Deformation der Gewebe in variabler Weise mit-eingeführt.

Wenn nun auch der extensive Faktor, wie man sich ausdrücken kann, ähnlich wirkt wie der intensive, weil er nach dem Prinzip „gegenseitiger Verstärkung", „Summation" wirkt, so ist doch das quantitative Ergebnis völlig verschieden, wenn ich einen Reiz auf derselben Stelle verdopple oder aber ihn an zwei benachbarten Stellen, also örtlich verdoppelt, anbringe. Erwägt man diese Dinge, so wird man dahin gelangen, im Weberschen Gesetz einen Spezialfall unter einer ziemlich großen Reihe verschiedenartiger Bedingungen anzusehen. Diese Bedingungen, die übrigens auch noch nach der Richtung der Reizdauer, also der Zeit, ganz ähnlich entwickelt werden können und müssen, kann man zusammenfassen als die Bedingung der *Reizgestalt*. Es dürfte sich herausstellen, daß die Reizgestalt aber eine dem Intensitätsfaktor *übergeordnete* Bedingung ist, und auch insofern kann man dem Weberschen Gesetz heute nicht mehr die große prinzipielle Wichtigkeit beimessen. Es betrifft eben eine ganz spezielle Reizgestalt unter anderen möglichen, und auch hier liegen die Verhältnisse auf den verschiedenen Sinnesgebieten wieder bis zur Unvergleichbarkeit verschieden.

Die alle anderen überragende Durcharbeitung des optischen und dann des akustischen Sinnesgebietes hat bei der angenommenen Wellennatur der Reize verhältnismäßig übersichtliche Beziehungen zwischen Reizgestalt und Empfindungsqualität aufstellen und von der Beziehung zwischen Reiz und Empfindung abgrenzen lassen. Trotzdem man hier die Schwingungsfrequenzen zur Qualität, die Schwingungsamplituden zur Intensität der Empfindung in Korrespondenz setzen darf, gibt es auch hier den bereits berührten Fall der schwarzen, grauen und weißen Empfindungen, bei denen der Unterschied von Qualität und Intensität strittig und gar nicht allgemein zwingend entscheidbar ist. Man kann ebensogut von einem intensiven Schwarz wie einem intensiven Weiß sprechen. Viel häufiger sind solche Zweifel auf anderen Sinnesgebieten, wo wir infolge der Unübersichtlichkeit der Reizgestalt gar nicht in Versuchung kommen, an Hand der Eigenschaften der Reize uns einer bestimmten Entscheidung zuzuneigen, ob ein Unterschied der Qualität oder einer der Intensität vorliege. Derartiges ist bei vielen Gerüchen (z. B. Essigsäure), aber auch bei extremeren Temperaturen auf der Haut, bei sehr vielen pathologischen Empfindungen der Fall.

Nicht allein die Abgrenzung der Qualität gegen ihren intensiven Faktor, sondern auch die gegen den räumlichen und zeitlichen Modus ihrer Erscheinung kann ähnliche Schwierigkeiten bereiten. Hier ist z. B. an die besonders von D. Katz[1]) verfolgte Unterscheidung von Oberflächen-, Flächen- und Raumfarben zu erinnern. Aber auch schon die Unterbringung eines Begriffes wie „Sättigung" und „Glanz", „Flimmern" und „Vibrieren" bei den Qualitäten ist nicht ebenso zwingend, und Herings Behauptung, unsere Sehwelt bestehe „lediglich aus verschiedenen gestalteten Farben", wäre einleuchtender, wenn wir nur wüßten, wo die „Farbe" aufhört und die „Gestalt" anfängt. Gerade die interessantesten Fälle lassen in dieser Hinsicht im Stich, und die Analoga finden sich auf sämtlichen Sinnesgebieten.

Wir haben zu Beginn der historischen Vorbemerkungen als den Ausgangspunkt der Sinnesphysiologie ein Vermögen bezeichnet, naturwissenschaftliche Objektivität nicht nur zu üben, sondern zugleich auch wieder sich von ihr zu distanzieren. Die nunmehr vorgenommene Erörterung eines Versuches, die Sinneswahrnehmung selbst unter Anwendung eines streng naturwissenschaftlichen, d. h. quantitativen Begriffes — der Intensität — zu erfassen, hat ein insofern völlig negatives Ergebnis, als eben die Messung der Empfindungsintensität sich als undurchführbar erwies. Dieser Mißerfolg gestattet aber, jene

[1]) Katz: Zeitschr. f. Psychol., Erg. Bd. 7, S. 399. 1911.

einleitende Behauptung zu präzisieren. Die Empfindungen, welche im Rahmen der Wahrnehmung einer Intensität auftreten, sind nicht nur darum nicht meßbar, weil der Meterstab nicht an sie, wie an ein Steigrohr, anlegbar ist, sondern auch darum, weil sie gar nicht wahrnehm*bar* sind, vielmehr gerade durch sie etwas wahrgenommen wird. Sie können nicht Objekt sein, weil Objekte durch sie sind. Es ist gewiß falsch, mit realistischem Pathos zu behaupten, das objektiv Vorgehende sei eben doch selbst blau (nicht nur Aussender von Ätherwellen oder Quanten), aber es ist auch falsch zu sagen, die *Empfindungen* seien blau, rot usw. Man kann das, was blau ist, überhaupt nirgends finden noch unterbringen, wenn man das Wahrnehmen selbst umdeutet in einen Vorgang, der selbst wieder wahrnehmbar, erforschbar, objektivierbar wäre usw. Man kann eine Wahrnehmung haben, aber man kann sie nicht noch einmal wahrnehmen, und in einer Wissenschaft, die wie die unsere sich auf Wahrnehmen gründet, infolge davon auch nicht erkennen, erforschen, begreifen wollen. Es ist die große Gefahr einer auf Begrifflichkeit allzusehr Wert legenden Wissenschaft, daß sie durch eine begrifflich-definitorische Klärungsarbeit sich über fundamentale Sachfragen hinweghilft und -täuscht. Jene Distanzierung aber, welche die Tür zu der Sinneslehre öffnet, kann also jedenfalls nicht darin bestehen, daß die kritisch-objektive Verfahrungsweise als solche *nochmals* objektiviert wird. Wahrnehmung ist ein Fundament naturwissenschaftlichen Erkennens, aber sie kann *nicht* dadurch, daß sie psychologisiert wird, zu einem Gegenstand des naturwissenschaftlichen Erkennens umgeprägt werden, denn sie ist selbst ein Erkennen — eben das sinnliche Erkennen. Über diese bloß negative Festlegung können wir jedoch erst in den abschließenden Darlegungen hinausgehen. Dieses erste, im Anschluß an die intensive Ordnung gewonnene Ergebnis — die Nichtumwertbarkeit der Wahrnehmung in einen Gegenstand der Forschung — wird nun wesentlich erweitert und verstärkt, wenn wir jetzt zweitens die räumlichen Bestimmungen zu betrachten haben.

VI. Räumliche Ordnungen.

Auch in diesem Zweige der allgemeinen Sinnesphysiologie werden wir der Unmöglichkeit begegnen, das Wahrnehmen als etwas psychologisch zweifelsfrei, eindeutig Gegebenes hinzunehmen, welches mit den objektiven Verhältnissen der räumlichen Dinge und deren Wirkungen auf die Sinnesorgane nur zu vergleichen wäre. Blicke ich aus dem Fenster und sehe ein in mäßiger Entfernung stehendes Haus, so sehe ich „ein Haus"; ich kann es räumlich definieren als ein hauptsächlich durch rechteckige Flächen begrenztes Raumding. Besitze ich Kenntnisse in Geometrie und Erfahrung, so kann ich diese Definition mühelos geben. Versuche ich nun dieses „Gegebene" perspektivisch zu zeichnen, d. h. so wie ich es sehe, so „bemerke" ich, besonders wenn ich zeichnen gelernt habe, daß die meisten jener Rechtecke mir als Rhomben, Trapeze usf. „erscheinen", daß einige von ihnen (die der mir abgewandten Seite) mir überhaupt nicht erscheinen. Ich unterscheide also sehr deutlich die Art des *Dinges*, welches ich sehe, von der Art, wie ich es *sehe*, ich unterscheide ein Sehen des *Dinges* vom *Sehen* des Dinges und (begrifflich und objektiv) ein gegebenes Ding von einem Sehding. Es handelt sich dabei nicht nur um verschiedene nachträgliche Reflexionen über dieselbe Wahrnehmung, sondern ich kann das Haus so wie gewöhnlich anschauen und sehe dann die Schiefwinkligkeit der Perspektive gar nicht, durch („zeichnerische") Einstellung kann ich aber mir die Rhomben und Trapeze deutlich zur Anschauung bringen und diese erleben. Dabei ändert sich das Netzhautbild nach der Natur der Dinge nicht, aber das Seherlebnis ändert sich und das Gegenständliche darin mit ihm. An die erste Art der Wahrnehmung

knüpfen wir an, wenn wir bauen, an die zweite, wenn wir zeichnen wollen; an die erste, wenn wir objektive Physik, an die zweite, wenn wir Sinneslehre treiben wollen. Eine Distanzierung von der Wahrnehmung selbst nehmen wir bei der Physik und bei der Sinneslehre vor, aber in jedem Falle nach anderer Richtung. Diese beiden Arten, von der Wahrnehmung fortzugehen, sind divergent. Die Distanzierung bedeutet aber immer auch eine Veränderung des Gegenstandes und der erlebten oder gelebten Situation. Die Situation führt immer ihren eigenen Gegenstand mit sich. Je nach der Situation oder Einstellung nehmen wir „dasselbe" physikalische Ding räumlich verschieden wahr.

Nachdem wir uns bei der Intensitätsfrage auf umständlichere Weise überzeugten, daß es nicht zulässig ist, von einer Intensität draußen (beim Reiz) und einer Intensität drinnen (bei der Empfindung) in vergleichender oder beziehender Weise zu sprechen, können wir hier in unmittelbarer Weise einsehen, daß es auch unzulässig ist, von einem Raum draußen (objektiven R.) und einem Raum drinnen (subjektiven R.) in vergleichender oder beziehender Weise zu sprechen. Man kann daher auch den Ausdruck *Raumwahrnehmung nicht* definieren als die *Wahrnehmung d e s Raumes*, d. h. also eines im Sinne irgendeiner Wissenschaft (Mathematik, Philosophie) eindeutig definierten oder konstruierten Raumes. Die Wahrnehmung selbst müßte erst lehren, ob dieser auch vorhanden ist und ob er wahrnehmbar ist. Raumwahrnehmung kann vielmehr immer nur das Wahrnehmen *eines* bestimmten Raumes sein oder, und dies ist schon ein anderes, die Wahrnehmung einer räumlichen Bestimmung von Dingen sein.

Knüpfen wir hieran die zweite Frage, ob es einen *Raumsinn* gebe, so folgt, daß es Sinne, durch die *der* Raum wahrgenommen würde, eben nicht gibt, daß aber man mindestens mehreren Sinnen die Fähigkeit zusprechen muß, Räume und räumliche Bestimmungen von Dingen wahrzunehmen. Ob diese Fähigkeit ursprünglich ausschließlich oder in der menschlichen erworbenen Organisation überwiegend nur einem Sinne, z. B. dem Gesichtssinn, zukomme, ist eine derzeit völlig unentschiedene Frage. Die olfactorischen Leistungen des Spürhundes, die taktilen und akustischen des Blinden und Blindgeborenen, aber auch das Lokalzeichen bei vielen Reflexen beweisen jedenfalls, daß mehrere Sinne und ihre Organe geeignet sind, eine biologische Einordnung der motorischen und der geistigen Leistungen in die räumliche Ordnung der Umwelt und des eigenen Leibes zu ermöglichen, hochentwickelte Raumordnungen zu gestatten. Was im Erlebnis solcher Sinne als Raumerlebnis, was als Wahrnehmung von Figuren, Größen, Orten u. dgl. eigentlich vorliegt, ist dem Gesunden wohl nicht in adäquater Weise zugänglich. Von ihm aus kann indessen behauptet werden, daß beim Menschen das Sehen des Räumlichen eine auch für andere Sinne sehr weithin maßgebende, nach meiner persönlichen Ansicht indes nicht allein maßgebende Rolle spielt. Es muß aber der speziellen Sinnesphysiologie überlassen bleiben, diese Frage zu entscheiden. Vielerlei Beobachtungen liegen vor, daß z. B. die sog. Lokalisationen der Eindrücke eines Sinnes durch gleichzeitige Eindrücke eines anderen beeinflußt werden (sog. Komplikationen). Pathologische Verhältnisse sind besonders geeignet, die Zusammenhänge zu analysieren. Die Erfahrungen am Vestibularorgan zeigen das besonders Wichtige, daß auch Funktionen, die von einem deutlichen Empfindungsgehalt nicht begleitet sind, doch einen bedeutenden Einfluß auf die Raumwahrnehmungen sämtlicher anderen Sinnesgebiete haben können. Etwas Ähnliches ist von der Tätigkeit der Muskulaturen, welche die beweglichen Receptoren im Raume umherführen, zu sagen.

Ehe nun die Mannigfaltigkeit des Räumlichen in der Wahrnehmung näher betrachtet wird, müssen wir kurz auf die oben nur gestreifte Frage zurückkommen, ob für die Sinnesphysiologie der Raumwahrnehmungen jener Raum-

begriff eine Bedeutung hat, welchen nicht sie, sondern Logik, Mathematik und Physik ausgebildet haben. Es ist der Raum, welcher unter allen Umständen nur einer ist, ein „einheitlicher und unveränderlicher Bestandteil unseres Bewußtseins" [v. Kries[1])] ist. Wenn von v. Kries dieser Raum als Bestandteil unseres Bewußtseins aufgefaßt und dann auch als Raum*vorstellung* bezeichnet wird, so erfolgt auch hier wieder jene Psychisierung eines Begriffes, der ursprünglich, wie mir scheint, teils einer logischen, teils einer objektiv-physikalischen Sphäre angehörte. Die ganz außerordentliche Energie, mit der Kants Philosophie die Begriffe der modernen Naturwissenschaft läuterte, philosophisch erhöhte und als Verstandesgesetze und Anschauungsgesetze a priori neu entdeckte, hat hier bestimmend gewirkt. Allein wenn Kants Philosophie im Falle gerade der Anschauungsformen (Raum und Zeit) in seinem vorpsychologischen Zeitalter auch eine Absonderung seines Raumbegriffes gegen eine psychologische Raumvorstellung nicht so systematisch durchführte, wie es später wünschenswert erscheint, so ist doch jedenfalls die verstärkte Verquickung von erkenntnistheoretisch-normativem Raumbegriff und von Raumwahrnehmung, wie sie viele Sinnesphysiologen später vornehmen (und wie sie von v. Kries auch bei Joh. Müller getadelt wird), in jedem Falle eine unangemessene Verkehrung seiner Lehre als einer Transzendentalphilosophie. Ein vorstellungsmäßiges, also psychologisches Element und ein transzendental-logisches (normatives) Element verbindet der Begriff der Raumvorstellung von v. Kries[1]). Die „Einheitlichkeit" und „Unveränderlichkeit" dieser Vorstellung geht nach ihm daraus hervor, daß wir „bei jeder räumlich geordneten sinnlichen Wahrnehmung das an irgendeinem Ort Wahrgenommene von diesem Orte unterscheiden". So wenig sich hiergegen etwas erinnern läßt, so unsicher scheint mir die Annahme, daß sich hieraus für die *Wahrnehmungen* irgend etwas ableiten läßt, z. B. daß in den Wahrnehmungen etwas sei, was konstant sei und bleibe. Denn wenn zugegeben wird, daß ein leerer (empfindungsleerer) Raum nicht wahrnehmbar ist, so ist auch eine *Feststellung*, daß ein Ort, an dem wir etwas sehen, *derselbe* sei wie der, an dem wir kurz darauf etwas anderes sehen, auf keine Weise möglich. Denn feststellbar ist eben *nur* der Orts*eindruck* und seine phänomenale Gleichheit mit einem zweiten Orts*eindruck*. Um aber eine Identität zu ermitteln, brauchen wir mehr als eine solche psychologische Übereinstimmung, wir brauchen eine identische Relation in einem System von Orten, wie sie jede astronomische oder geodätische Messung erfordert. Dieselben Erwägungen, welche gerade v. Kries bei der Frage der Empfindungsintensität zur Ablehnung der Übertragung des mathematischen Gleichheitsbegriffes auf die psychologischen Gleichheiten führten, müssen, wie mir scheint, auch hier dazu führen. Auch hier kann davon nicht die Rede sein, daß man etwa die Größe einer Wahrnehmung räumlicher Art messe. Dies würde auch v. Kries selbstverständlich ablehnen. Aber man kann die Unterscheidbarkeit des Ortes von dem, was man an dem Orte empfindet, gerade darum nicht anders bewerten wie die Unterscheidung der Empfindung von der Intensität, mit welcher sie empfunden wird. Die Gründe, welche dazu führen, in dieser Hinsicht gerade der Raumvorstellung eine völlig unvergleichbare Sonderstellung unter den Bewußtseinsinhalten zu geben, liegen, wie mir scheint, nahe beisammen mit denjenigen, welche überhaupt bei den Naturforschern der mathematisch-physikalischen Denkform ein entscheidendes Prinzipat verschafft haben. Dagegen scheint mir die Ableitung der einheitlichen und unveränderlichen Raumvorstellung aus psychologischen oder physiologischen Beobachtungen nicht zwingend und auch gar nicht erwünscht zu sein, weil die

[1]) v. Kries: Allgemeine Sinnesphysiologie, S. 195.

Voraussetzung einer solchen allgemeingültigen Raumvorstellung uns notwendig blind machen muß vor Raumphänomenen, welche dieser Voraussetzung nicht entsprechen. Dies wird z. B. deutlich, wenn wir weiter sehen, daß v. Kries der Raumvorstellung auch die Eigenschaft der Isotropie zuschreibt; danach gibt es im Raum keine ausgezeichnete Richtung, jede ist der anderen völlig gleichartig, an jeder Stelle ist eine Strecke angebbar, welche einer anderen an beliebiger anderer Stelle und anderer Richtung gleich ist. Um aber sagen zu können, daß diese Definition sich in den Raumwahrnehmungen bewähre, müßte man nun eben doch messend die Strecken vergleichen können, ganz ebenso, wie man in der Physik das Prinzip der Starrheit empirisch prüfen kann. Da dies nicht möglich ist, so folgt auch aus der Isotropie für die Wahrnehmungsräume nichts. Nur in Parenthese sei daran erinnert, daß ja auch in der Physik sich das Problem der Isotropie des Raumes so verschoben hat, daß es jetzt als ein rein formales Prinzip des Denkens gilt, während die messende Forschung für die Natur die Isotropie nicht mehr voraussetzen zu dürfen glaubt. Sie gilt vielmehr lediglich als eine zur kritischen Theorie der Messung gehörende Definition. Daß sie als solche ein unentbehrlicher Bestandteil des Denkens für gewisse Untersuchungen bleibt, wird damit nicht bestritten. Aber ich möchte doch dann mehr dafür eintreten, vom *Begriff* des isotropen und unveränderlichen Raumes zu sprechen, als von einer in dieser Weise normativen Raumvorstellung. — Nur wenn wir uns von der Bindung der immer irgendwie von Kant maßgebend beeinflußten Raumbegriffe befreien, können wir überhaupt den tatsächlichen Erscheinungen gerecht werden. Denn diese lehren eben, daß wir Raumerlebnisse haben, welche inhaltlich dem Gesetz eines isotropen Raumes zuwiderlaufen. Ich nenne hier vor allem das Sehen gewisser Bewegungen. Im Drehschwindel kann man z. B. von der Umwelt das Erlebnis von Bewegung ohne Ortsveränderung haben. Daß Bewegungseindruck und Eindruck der Ortsveränderung nicht zusammenfallen brauchen, ist vielfach anerkannt worden. Ein solcher Tatbestand ist paradox, aber paradox doch nur, wenn und weil ich an ihn mit dem *Begriff* eines mathematischen Raumes herantrete. Aber dieser Begriff ist nicht die Voraussetzung derartiger Wahrnehmungen, sondern nur Voraussetzung dafür, daß sie paradox erscheinen. Was ruht und was sich bewegt, hängt in der Wahrnehmung vielfach von dem objektiven, mechanischen oder optischen Verhalten der Dinge ab, vielfach aber auch wieder von der Einstellung oder Schaltung, die wir uns geben. — Man kann sagen, daß der Absolutheitscharakter der Raumwahrnehmungen bis zu einem gewissen Grade willkürlich bestimmbar ist (Mond und ziehende Wolken); so kann eine willkürliche Einstellung („Aufmerksamkeit" Herings) bei einer relativen Bewegung eines Sehdinges gegen ein ruhendes den Absolutheitscharakter der Ruhe vom ruhenden auf das bewegte übertragen, so daß also diese Charaktere tauschen. Dies besagt aber, daß wir eben nur bestimmte Eindrücke haben können, und daß wir die Relation *als solche* ohne einen festen Absolutheitscharakter gar nicht wahrnehmen. Dieses Verhalten scheint es mir nun zu sein, welches den Anschein bewirkt hat, als ob in unserer Raumvorstellung ein fester eindeutiger und unveränderlicher Gehalt stecke. Aber dieser Absolutheitscharakter ist etwas völlig Verschiedenes von dem konstruierten Raumgesetz. Er besagt eben die Nichtallgemeingültigkeit eines Raumverhältnisses, sei es nun durch simultane oder durch sukzessive Daten gegeben. Er besagt vielmehr, daß eine jede Raumwahrnehmung ihre einmalige unvergleichbare feste Gestalt hat, die wir auf eine andere nicht dadurch beziehen können, daß wir beide in einer unveränderlichen Raumvorstellung haben. Dies kann nur durch die Handlung des Messens von Objekten geschehen. Ein Bezugssystem, also etwa ein Koordinatensystem, welches feststeht, erhalten wir überhaupt erst dann, wenn wir hierzu

wiederum die äußeren Objekte (Reize) im Sinne der Physik bearbeiten und also die experimentellen physikalischen Bedingungen eines vollständigen sinnesphysiologischen Versuches einführen. Nur diese methodische Handlung gestattet eine Anzahl von physiologischen Aussagen über die Raumwahrnehmungen zu machen, welche jetzt erst reizphysiologische Bedeutung bekommen. Die Methode der Messung der Körperwelt ist also vorausgesetzt, wenn nun auch hier wiederum durch eine systematisch aufgebaute Beobachtungsreihe Beziehungsregeln zwischen Reiz und Wahrnehmung aufgefunden werden sollen. Auch hier handelt es sich stets um eine doppelte Aufgabe: einen bestimmten Reiz oder eine bestimmte Reizänderung Schritt für Schritt, Fall für Fall zu beziehen auf ein bestimmtes Raumerlebnis oder Raumveränderungserlebnis. Die zweite Aufgabe, die aber der ersten zuweilen vorangehen muß, ist, die Gesichtspunkte, die Einstellungen, die Eigentümlichkeiten herauszuheben, welche überhaupt erlebt und der Untersuchung zugrunde gelegt werden sollen (spezifische Vergleichungen und Beachtungen). Es ist mit einem Worte wiederum die phänomenologische Feststellung des Wahrnehmungsgegenstandes, was hier zu fordern ist und was unwillkürlich von jeher geleistet worden ist.

Um den Unterschied des Phänomens „Ort", des Phänomens „Ruhe", des Phänomens „Bewegung" von einem mathematisch-physikalisch durch ein zunächst beliebig, aber dann auch allgemeingültig angenommenen Bezugssystem und den in ihm definierten Orten, Bewegungen usw. auch terminologisch zum Ausdruck zu bringen, empfiehlt es sich, in den Wahrnehmungen überhaupt nicht von Absolutheitscharakter, sondern von einem *Bestimmtheitscharakter* zu sprechen und mit der Absolutheit eines Ortes, einer Bewegung nur jenes Problem der Physik zu bezeichnen, dem in neuerer Zeit eben die Relativität, d. h. die Beliebigkeit der gewählten Absolutheit, entgegengesetzt wurde.

Es scheint mir nun zur Reinigung unserer Wissenschaft sehr nötig, daß wir verlernen, uns einzubilden, hier handle es sich um die Vergleichung des objektiven Raumes mit dem subjektiven, des physischen mit dem psychologischen. Wenn das Werk Kants einen glücklichen Einfluß auf die Sinnesphysiologie haben kann, so muß es dieser sein, daß hier nicht zwei Räume da sind, einer, in dem die äußere Natur ist, und ein anderer, der in unserer inneren Natur wäre. In solcher Weise über Kant zu einem Verhältnis der abbildenden Projektion des Makrokosmos in einem Mikrokosmos, wie sie der Naturphilosophie der Renaissance eigentümlich war, zurückzugehen, ist in der Tat unmöglich. Trotzdem erscheint es mir gleich unzulässig, die Räume und Raumgrößen, die wir wahrnehmen, irgendwie unter das Gesetz des Kantischen Raumbegriffes zu stellen. Denn dieser kehrt allerdings auch in unserer Wissenschaft wieder, aber lediglich als Konstruktionsnorm der objektiven Erkenntnis der Eigenschaften der Reize, also der physikalisch erkannten und gemessenen Umwelt. In meinen Wahrnehmungen ist diese Konstruktionsnorm weder aufzufinden, noch unmittelbar anwendbar — weil wir die Wahrnehmung eben nicht noch einmal messen können. Wohl aber messen wir *durch* Wahrnehmungen. Messen heißt aber, solche Wahrnehmungen zu Hilfe nehmen, welche man als *Koinzidenzerlebnisse* bezeichnen kann. Der Durchgang des Sternes durch ein Fadenkreuz ist das typische Erlebnis dieser Art, und dieser ebenfalls von v. Kries schon in seiner Bedeutung erkannte Augenblick ist in neuerer Zeit sehr allgemein und grundsätzlich als eigentlicher Kern der Meßmethode herausgearbeitet worden (vgl. z. B. Schlick).

Es ist hier nicht die Stelle, den erkenntnistheoretischen Fortgang einer physikalischen Erkenntnis weiter zu verfolgen; nur auf ihren durchgehend logisch-konstruktiven Charakter, der sich nach der Ansicht vieler auch ohne Schaden über die Grenzen der Anschaulichkeit oder Vorstellbarkeit hinaus bewegen darf,

mußte hingewiesen werden. Für die Physik des Räumlichen wäre dann die Anschaulichkeit des Räumlichen gar nicht mehr zu fordern, „Raum" wird hier zu einem reinen Funktionsbegriff. Wesentlich wäre der Anschauungsraum nur noch insofern, als er eben nichts anderes ist als der Raum der Wahrnehmungen, von denen physikalische Behauptungen jederzeit auszugehen haben, aber nicht um ihrer anschaulich-räumlichen Beschaffenheit willen, sondern um ihrer Realität willen. Denn die Physik fordert das Anheben mit einer realen Beobachtung.

Aber auch wenn man in der Auflösung und auch eventuellen Relativierung des physikalischen Raumes nicht so weit geht, bleibt es unstatthaft, das Verhältnis von physikalischem Raum und Raumwahrnehmung unter irgendeinem anschaulichen Korrespondenzprinzip vorzustellen. Wäre dies erlaubt, dann wäre unsere frühere Ablehnung des Parallelprinzips doch nicht ohne Ausnahme berechtigt. Indes mokiert sich schon Helmholtz mit Recht über den Gelehrtenstreit um das sog. Aufrechtsehen, bei dem man ja glaubte, sich wundern zu müssen, daß wir die Kirchturmspitze oben sehen, wo sie sich doch unten auf der Netzhaut abbildet. Wir sehen eben nicht unsere Netzhaut an, wenn wir eine Kirche ansehen. Der Gegenstand ist die Kirche, und es ist eine nicht zulässige Formulierung, wenn Helmholtz weiter sagt, daß unsere Wahrnehmungen nur Zeichen für etwas seien, was nicht *selbst* der Wahrnehmung zugänglich sei. Ebensowenig könnte man sagen, der Eindruck der Kirche sei ein Zeichen für den physiologischen Prozeß, ohne doch diesen selbst irgendwie wahrnehmen zu können. Denn was wir wahrnehmen, das ist eben die wirkliche Kirche selbst und nicht ein Zeichen von ihr. — Es ist daher auch nicht eine zweite Möglichkeit eines Parallelismus gegeben, nämlich die, daß für die räumlichen Wahrnehmungen zwar nicht eine geometrische Ähnlichkeit (wie in der Photographie) der objektiven und subjektiven Raumgebilde in Frage komme, daß vielmehr die physiologischen Vorgänge in parallelistischer Weise den Wahrnehmungen zugeordnet seien. Es würde sich dabei bis zu einem gewissen Grade um eine Ausdehnung des Prinzips der spezifischen Sinnesenergie — wenigstens seinem allgemeinsten Gedanken nach — auf die räumlichen Bestimmungen handeln. Wie überall, so auch hier, käme dann wieder die Alternative zur Diskussion, ob es die qualitativen oder die örtlichen Bestimmungen sind, welche als physiologische Grundlage der Wahrnehmungen räumlicher Art anzusehen seien. Es liegt auf den ersten Blick nahe genug anzunehmen, daß wir durch die ganze Natur der Verhältnisse hier deutlich auf die örtlichen bzw. räumlichen physiologischen Verhältnisse hingewiesen seien. Allein die Geschichte dieser Dinge zeigt, daß der, welcher, wie schon Lotze, einmal die Unvergleichbarkeit des Materiellen und des Psychologischen statuiert hat, gedrängt sein muß, auch über den bloßen Verzicht auf geometrisch-ähnliche psychophysische Relationen noch hinauszugehen und sich wiederum nur an qualitative Unterschiede des Physiologischen als das zu halten, was unserer Wahrnehmung ein Unterscheiden, z. B. zweier Orte, gestattet (Lotzes „Lokalzeichen"). Auf solche Weise entstehen dann diejenigen Meinungen, welche die Raumwahrnehmung überhaupt von den empfindungsmäßigen Wahrnehmungen nicht prinzipiell trennen und den Raum als eine Art von Empfindungsqualität auffassen. Aber man kann auch von irgendeiner geometrisch-ähnlichen Parallelität völlig absehen und doch als die wahrscheinlichste Annahme die machen, daß die objektiven räumlichen Verhältnisse der physiologischen Vorgänge irgendwie doch das sind, was den räumlichen Verhältnissen in den Wahrnehmungen direkt zugrunde liegt und in diesem Sinne mit v. Kries von einer Parallelfundierung des Raumsinnes sprechen. Eine solche könnte in verschiedenen Sinnesgebieten unabhängig stattfinden, und wenn also eine solche mehrfache direkte Fundierung vorläge, so würde die Voraussetzung

der Einheit der Raumvorstellung noch die weitere Annahme nötig machen, daß jene Mehrheit von Fundierungen schließlich in zentraler Weise durch einen übergeordneten Apparat zur Einheit zusammengefaßt werden.

Es sind früher einige Gründe gegen jede und so auch diese Form von Parallelismus, den man im Gegensatz zu dem geometrischen als einen funktionalen bezeichnen kann, geltend gemacht worden. Ihre Wiederholung ist daher nicht erforderlich, und wir können die dort auftauchenden Gesichtspunkte am besten weiterentwickeln, wenn wir einige besondere Eigenschaften des Räumlichen jetzt durchsprechen. Denn dabei zeigt sich sogleich, daß es eben recht verschiedene Erscheinungsweisen des Räumlichen gibt, und die hier wichtigsten Arten scheinen mir zu sein die Probleme des *Ortes*, der *Größe*, der *Richtung*, der *Figur*, der *Bewegung*, der *Gestalt* und der *Täuschungen*.

Über die Wahrnehmung der *Orte* ist bereits gehandelt worden. Dem Gesagten ist hinzuzufügen, wie etwa die Aufgabe einer Physiologie des *Ortssinnes* gestellt und gelöst werden müsse. Selbstverständlich läßt sich ein solcher „Sinn" nicht vollkommen aus den übrigen Leistungen des Raumsinnes ablösen. Aber es ist andererseits doch hier schon bemerkenswert, daß gewisse Leistungen hier sehr spezifisch und selbständig entwickelt oder auch gerade unentwickelt sein können. Dies zeigt schon die gemeinhin als Ortssinn im Leben bezeichnete und als *Orientierung* unterschiedene Fähigkeit, sich in örtlichen Verhältnissen, die nicht mehr in einer Wahrnehmung überschaubar sind, zurechtzufinden. Wir erinnern auch an die Fähigkeiten des Spürhundes, der Wandertiere, Zugvögel. Keine dieser Beobachtungen spricht dafür, daß ein solcher Ortssinn etwa auf die gedächtnismäßige Reproduktion und geometrisch-*konstruktive* Vereinigung von Raumvorstellungen allein basiert sei. Viele Beobachtungen erinnern vielmehr an ein Verhalten, welches wir schon hinsichtlich der Ortsverhältnisse der eigenen Glieder antreffen. Hier ist nämlich doch fast immer ein ziemlich sicheres Erreichen einer gewünschten Stelle des Körpers etwa mit dem Zeigefinger möglich, auch wenn man keineswegs jede einzelne Bewegung deutlich wahrnimmt, welche zu der Ausgangshaltung geführt hatte. Man hat so den Eindruck, daß die physiologischen Vorgänge die Ortseindrücke gleichsam als ein Fertigprodukt liefern: bewußtes Konstruieren mit Hilfe der Raumvorstellung spielt im gewöhnlichen Leben keine Rolle. Dies gilt auch dann, wenn der eigene Körper oder Einzelglieder des eigenen Körpers sich im Umgebungsraum oder gegeneinander nicht konstant ruhend verhalten, sondern bewegen.

Indes haben nicht diese Verhältnisse allein es bewirkt, daß man den Ortseindruck in einer Wahrnehmung als eine überhaupt nicht konstruktiv, sondern qualitativ entstehende Leistung aufgefaßt und ihn einfach den Empfindungen oder Erscheinungen im Gegensatz zu den Funktionen [Stumpf[1])] zugeordnet hat. Schon Lotze war dazu mehr durch seine erkenntnistheoretisch-metaphysische Grundansicht bestimmt, welche ihm nicht gestattete, die objektive Ordnung nervöser Vorgänge zur Grundlage der Raumanschauung zu machen, und es ist bemerkenswert, daß er hierin sich ganz ebenso auf Kant stützen kann, wie v. Kries, wenn er die entgegengesetzte Folgerung zieht. Wünscht man die Raumanschauung nicht aus einer objektiven physiologischen Ordnung räumlicher Art abzuleiten, weil jene Anschauung selbst die konstruktive Kraft alles Räumlichen ist (a priori wie Kant sagte), so will der Gegner dieser Deutung nicht einsehen, warum nicht, eben weil alles Wirklichkeitsdenken nur unter dem Gesetz der Raumvorstellung möglich ist, darum eben auch die physiologischen

[1]) Abh. d. preuß. Akad. d. Wiss., Phil.-hist. Kl., Abh. 4. 1904.

Vorgänge als räumlich geordnete vorgestellt werden müssen, und es folgt daraus auch nicht, daß sie im psychophysischen Zusammenhang nicht als solche Ordnungen zur Geltung sollen kommen können. Man wird nicht übersehen, daß dies letztere etwas ist, was jedenfalls über die von KANT erwogene Frage hinausgeht, und insofern möchte ich den Standpunkt LOTZES für denjenigen halten, der den Apriorismus KANTS besser wahrt. Aber die schon früher betonte Ungeschiedenheit psychologischer und transzendentaler Worte und Begriffe (nicht Absichten!) bei KANT sowie der ganze anthropologische Unterbau seines Systems hat ja schon von jeher auch solchen Fortbildungen Vorschub gewährt, welche seinen Gedanken, genauer: seinen Anschauungsformen und Kategorien, eine mehr oder weniger psychologische Wendung zu geben wußten. Ohne hierauf näher einzugehen, muß doch auch hier gesagt werden, daß dies zwar den treibenden Kräften KANTschen Philosophierens zuwiderläuft, daß aber die Gründe solchen psychologischen Umdeutens doch sehr triftige und sogar unvermeidliche sind. Um aber zu dem zu gelangen, was für die Sinnesphysiologie entscheidend ist, müssen wir auch hier wieder darauf den Hauptwert legen, daß es eben ganz unmöglich ist, zu einer Physiologie der Raumsinne zu gelangen, wenn man sich lediglich auf den Begriff des einheitlichen, isotropen Raumes, auf den Raum als Konstruktionsmittel der mathematischen Erfassung der Natur beschränkt und sich nicht einläßt auf die phänomenologische Mannigfaltigkeit der Raumeindrücke. Auch hier also halten wir nicht die Grenze zwischen Logik oder Mathematik und Psychologie für die entscheidende Kampfzone, sondern die Grenze zwischen einer uniformen Psychologie, welche lediglich für ein psychophysisches Beziehungssystem hergerichtet ist, einerseits und einer Phänomenologie andererseits, welche in den sinnlichen Erlebnissen wesensmäßig verschiedene Gegenstände zu unterscheiden unternimmt, und welche nun rückwärts prüft, wieviel davon sich durch den Vergleich mit den Reizen und physiologischen Vorgängen als physiologisch fundiert erweisen läßt. Auf diesem zweiten Wege gelingt es dann unzweifelhaft, neuen Boden der Forschung aufzuschließen. Wenden wir dieses Ergebnis auf die Ortseindrücke und die sog. Lokalisationen an, dann ergibt sich gerade bei ihnen eine Selbständigkeit und Unabhängigkeit von allen den Bedingungen, welche in einer Geometrie eine Lokalisation allein möglich machen. Denn in der Geometrie können wir lokalisieren, nur wenn wir ein den Ort umfassendes Bezugssystem besitzen, z. B. ein festes Koordinatensystem, dessen gegebene Dimensionenzahl auch die Möglichkeit des Lokalisierens beschränkt. Aber in der Wahrnehmung dürfte der Ortseindruck am besten so charakterisiert sein, daß man zuerst einen „Ort" wahrnimmt in einer gar nicht weiter zu umschreibenden Weise, und daß man um diesen Ort herum nun ein Bezugssystem konstruieren kann; aber nicht muß, um überhaupt nur zu dem Ort zu gelangen. Auch hier ergibt sich, daß mit dem Worte „Ort" phänomenologisch etwas dem Geometrischen nicht Vergleichbares ausgedrückt wird; eben weil wir in der Wahrnehmung *durch* Wahrnehmen zu den Dingen im Raum kommen und nicht durch die Dinge im Raum zum Wahrnehmen kommen, eben darum kann man das nicht mehr vergleichen, *wodurch* die Vergleichsmöglichkeit allererst entstanden ist. — Nur so wird auch die Paradoxie verständlich, daß der Eindruck eines Ortes sich als selbständige Leistung, die von anderen raumsinnlichen Leistungen lösbar ist, erweist. Es wurde daran erinnert, daß wir, z. B. bei optischem Drehschwindel, ein gesehenes Bild an der Wand sich unablässig nach links bewegen sehen, ohne daß der Ort des Bildes im Raume sich veränderte. Eine solche Wahrnehmung kann im Sinne der Sinnesphysiologie (wir sprechen hier nur paradigmatisch) erklärt werden, wenn man dem Wahrnehmen von Orten und dem Wahrnehmen von Bewegungen zwei verschiedene physiologische Mechanismen zugrunde legt,

welche bald besser, bald schlechter zueinander adjustiert sind. Solche Selbständigkeit ist im Beispiel des Drehschwindels vermutlich auch darin zum Ausdruck gebracht, daß eben nicht allein phänomenologisch, sondern auch organologisch eine weitgehende Synästhesie mehrerer Einrichtungen, hier der vestibulären und der optischen, stattfindet. Es ist nichts dagegen zu erinnern, wenn man nicht nur innerhalb des Raumsinnes die Unterabteilung des Ortssinnes macht, sondern auch bei diesem wieder mehrere Arten von Ortssinn unterscheidet, sei es nach Organgebieten, sei es nach dem Kriterium der überschaubaren und der nicht überschaubaren Bezirke, innerhalb welcher eine Ortsbestimmung gelingt, u. dgl. m.

Die zweite Leistung, die Wahrnehmung von *Größen*, führt zu keinen grundsätzlich anderen Gesichtspunkten als den soeben entwickelten. Doch soll hier eine Frage berührt werden, welche auch die ortssinnliche Leistung mitbetrifft. Es ist das *quantitative* Moment überhaupt. Es ist für die ganz analoge Stellung von Intensität und Extensität in der Sinneslehre bezeichnend, daß man auch bei den raumsinnlichen Leistungen über die *Schwellen*methoden so lange nicht herauskommt, als man sich auf eine nach dem Exempel der Physik konstruierte Psychologie beschränkt und folglich im Wahrnehmen nichts anderes wahrnehmen *läßt* als das, was die Physik auch erkennen möchte. Der mehrfach betonte Umstand, daß man einen Raumeindruck nicht messen kann, besagt ja bereits nichts anderes, als daß wir Größen zwar wahrnehmen, aber daß auch hier das Unterscheiden und Fürgleichhalten kein Messen ist. Ebenso aber, wie bei den Empfindungsintensitäten leicht auf Fälle hingewiesen werden konnte, welche zeigen, daß man über das Mehr oder Weniger, also sogar über die *Richtung* des Unterschiedes, im Zweifel sein kann (wenn man z. B. ein sehr tiefes Schwarz für intensiver erklärt als ein mattes schwachbeleuchtetes Hellgrau), ebenso zeigt auch bei den Raumgrößen die nähere Betrachtung, daß in der Wahrnehmung oft nicht schlechthin eindeutig ist, was man als größer, was als kleiner bezeichnen soll. In vielen Fällen wird es dies erst, wenn wir auch hier aus bestimmten Gesichtspunkten besonderer Herkunft entschieden haben, *was* für eine Ordnung von Größen wir meinen. Liegen zwei zu beurteilende Strecken in verschiedener Entfernung vor unseren Augen, dann können wir fragen, ob wir den Eindruck *objektiver* Gleichheit haben, aber auch fragen, welche größer *erscheint*, ganz abgesehen von der objektiven Größe (die sich in Metern messen läßt). Es ist außerordentlich schwierig zu unterscheiden, wo bei dieser Art von Beobachtungen das sinnliche Wahrnehmen als ein zwingend Gegebenes aufhört, wo das Moment der Einstellung anfängt, wo weiterhin das Schätzen, das Reflektieren, das Erfahrungswissen beginnt Einfluß auszuüben. Mir scheint, daß in allen diesen Hinsichten keine sicheren Ergebnisse zu gewinnen sind, solange all diese Begriffe Sache bloßer Definitionen sind, welche nicht durch konkrete Versuchsanordnungen und -situationen ausdrückbar sind. Man kann deutlich *sehen*, daß ein ferner Berg ungeheuer viel größer als ein naher Strohhaufen *ist*, und kann doch sofort auch wieder sehen, daß man den Strohhaufen größer *sieht* als den fernen Berg. Es ist auch hier wieder ganz unzutreffend, von einer Relativität des Eindruckes zu sprechen, und es ist phänomenologisch ganz falsch, wenn man behauptet, der „subjektive", „psychologische" Größeneindruck sei eben relativ, weil es ja immer nur darauf ankomme, womit man vergleiche. Gerade umgekehrt ist dies die Eigenschaft der Objektivität und des sog. objektiven Messens, wo es *nur* von dem Maßstab und der willkürlich gewählten Einheit abhängt, ob das zahlenmäßige Meßergebnis eine große oder eine kleine Zahl liefert. Der sinnliche Eindruck aber ist jeweils, d. h. für jede einzelne Wahrnehmung, ein völlig unrelativer, enthält nichts von Relation oder Vergleichung. Beruhte unsere Auffassung

der objektiven Umwelt auf solchen Vergleichungen der Eindrücke, dann würden wir z. B. schwerlich jemals zum Prinzip des starren Körpers kommen, sondern zu sehr komplizierten und schwankenden *Funktionen* zwischen der objektiven Größe der Körper und ihren sowie unseren eigenen Ortsveränderungen, und dies gerade, weil der Eindruck fast stets jenen *Bestimmtheitscharakter* der Größe besitzt: jeder Eindruck hat für sich nicht das Wesen bloßer Relation, sondern vollkommener Bestimmtheit. — Es darf nun damit keineswegs bestritten werden, daß unsere Eindrücke innerhalb gewisser Grenzen mit dem sehr weit konform gehen, was man die objektiven, also die durch Messungen (Zirkel, Maßstab usf.) ermittelten Größen nennt. Zwei einander nahe parallele Geraden, die sich objektiv wie 1 : 2 verhalten, machen auch zwingend diesen Eindruck. Indes wird wohl allgemein angenommen, daß dieser der Objektivität „konforme" Bereich der Wahrnehmungen das Ergebnis einer ganz besonderen, und zwar menschlichen Ausbildung ist. Soviel ich überblicken kann, haben die neuere Tier- und Kinderpsychologie (ganz abgesehen von der Frage Nativismus oder Empirismus) dies immer mehr gezeigt, daß solche spezifische Größen-, Figur-, Formeindrücke für frühere und einfachere Stufen eben oft als spezifische Eindrücke gar nicht zu existieren brauchen, weil das Wesen der Sache außerhalb des biologischen Daseinskreises liegt und daher gar nicht Gegenstand werden kann. Diesem Tatsachenmaterial gegenüber ist es dann eine sekundäre, wenn auch genug wichtige Frage, ob man angeborene oder erworbene, bildungsgesetzliche oder durch die Plastizität der Funktionen beliebig erlernte, unbewußt getroffene oder durch bewußte Erfahrung und Reflexion bewirkte Leistungen in jedem Einzelfalle vor sich habe. Die Erziehung der Menschheit zur Geometrie kann wohl nicht überschätzt werden, wenn wir hören, daß die „Elemente" des Euklid in der Renaissance zum nächst der Bibel verbreitetsten Buche der Welt geworden sind[1]). Daß das Sehenlernen die Wahrnehmungserlebnisse allmählich umgestalten kann, wird als Prinzip nicht mehr bestritten, und nur zu dem Umfang seiner Anwendung kann man sich verschieden stellen.

Da aber trotz alledem die Meinung zu Recht bestehen bleiben könnte, daß es eben doch die objektiv-*räumlichen* Verhältnisse, in denen die Sinnesflächen usw. erregt und in denen ihre Erregungen auch in hochzentralen Gebilden widergespiegelt werden, seien, welche dem Inhalt der Raumwahrnehmung zugrunde liegen, so muß hier noch ein anderer, bisher zuwenig gewürdigter Befund erwähnt werden, der uns auch grundsätzlich noch einen Schritt weiter führt. Vielfach hat man sich bemüht, auch hier durch die *Schwellenmethode* Licht in die physiologischen Vorgänge zu tragen, z. B. beim Auge durch die Untersuchungen des „Augenmaßes", beim Tastsinn durch die der sog. Raumschwellen, beim Ohr durch Entfernungsschätzen u. dgl. m. Obwohl viele dieser Beobachtungen sehr nahe mit den Aufgaben der Lokalisation und der Richtungswahrnehmung selbst zusammenhängen, kann doch auch für die bloßen Größenwahrnehmungen gesagt werden, daß z. B. je nach dem Ort und der Richtung, in der etwa lineare oder flächenhafte Größen gegeben werden, ihre Größenbeurteilung überaus ungleich ausfällt. Aber auch wenn wir diese Bedingungen konstant halten, finden wir ein merkwürdiges Verhalten der Raumschwellen, je nach der Art der dargebotenen Figuren und nach der Art gewisser zeitlicher Verhältnisse. Schon ihre absolute Größe ist dann in ähnlichem Sinne von Einfluß wie bei den Intensitäten der Reize: das *Webersche Gesetz* schien sich auch hier zu bewähren. Ferner aber überrascht, daß die Genauigkeit einer Beurteilung keineswegs wie beim Messen von einer geringeren oder leichteren Konstruierbar-

[1]) Speiser, A.: Klassische Stücke der Mathematik, S. 39. 1925.

keit im Sinne der darstellenden Geometrie abhängt, sondern von ganz anderen Momenten. Besonders auffallend ist weiter, daß die verschiedenen Arten räumlichen Determinierens (bzw. die Genauigkeit desselben) gar nicht in geometrisch verständlicher Weise untereinander zusammenhängen. Z. B. hat es schon frühzeitig überrascht, daß die Lokalisation eines Punktes auf der Haut und die Unterscheidung zweier Orte auf der Haut viel besser erfolgt, wenn nacheinander je ein Punkt gereizt wird, als wenn gleichzeitig zwei Punkte gereizt werden. Hier ist meistens nur die Zeitfrage zur Erklärung herangezogen und demnach von Simultan- und Sukzessivschwelle gesprochen worden; aber wesentlicher ist, daß hier zwei ganz verschiedene *Figuren* dargeboten werden: eine Einpunkt- und eine Zweipunktfigur. Betrachtet man die Dinge unter diesem Gesichtspunkt, so findet man immer wieder, daß die Genauigkeit verschiedenartiger Leistung nicht nur eine andere, sondern geradezu eine demjenigen entgegengesetzte ist, was man nach mathematischen oder geometrischen Verhältnissen erwarten müßte. Nach diesen letzteren nämlich wäre zu erwarten, daß für die Genauigkeit einer Figurenkonstruktion maßgebend ist die Genauigkeit, mit der ein Ort bestimmt werden kann, und die Genauigkeit einer konstruierten Figur kann hinter der der Ortsbestimmungen höchstens zurückbleiben, nicht sie übertreffen. Um also zwei Figuren unterscheiden zu können, müßten wir die Orte dieser Figur genauer bestimmen können, d. h. mit einem Größenfehler angeben können, der mindestens kleiner ist als der Durchmesser der ganzen Figur. Auf der Haut z. B. aber ist, wie v. Frey zeigte, das Umgekehrte der Fall: die Unterschiedsschwelle ist kleiner als die Richtungsschwelle (bei Sukzessivreizen). Ähnlich fanden wir bei Simultanreizen die Kantenlängenunterschiedsschwelle kleiner als die Unterschiedsschwelle für Punkte. Ordnet man eine Reihe solcher Raumschwellen bei verschiedenen Figuren der Reize nach der Schwellengröße, so wird man diese Paradoxie von Stufe zu Stufe bestätigt finden können, so daß es schwer fällt, einen Zufall anzunehmen. — Wir kommen darauf sogleich zurück und erwähnen zuletzt noch die Befunde, welche zum Sinn für *Richtungen* des Raumes überleiten. Auch wenn wir uns auf die optischen und frontalparallel gegebenen Richtungen beschränken, zeigt sich, daß die konstruktiv definierte Isotropie der Raumvorstellung eine homogene *Leistung* im Wahrnehmungsraum natürlich nicht zur Folge hat. Denn man sieht bald die ungeheure Ungleichheit der Richtungsschwellen bei aufrechten, wagerechten, schrägen, noch vielmehr aber bei auch in der Tiefendimension dargebotenen Richtungen, und ferner wieder das verschiedene Verhalten je nach den Figuren, z. B. Parallelen, Winkeln usf. Ehe wir aber auf die hier maßgebenden Gesichtspunkte zu sprechen kommen, muß das Richtungsproblem von zwei anderen Seiten her betrachtet werden.

Es war im vorhergehenden mehrfach vom Bestimmtheitscharakter der Wahrnehmungen die Rede und davon, daß diesen ein unmittelbares Gegebensein auszeichne. Es ist jetzt der Ort, weiter darauf hinzuweisen, daß es sich nicht um eine nicht weiter erfaßbare, „unbestimmbare" Bestimmtheit handelt, sondern um eine die zugänglich ist, und zwar allerdings nicht durch das Mittel der Konstruktion sondern durch das der Sprache. Es ist hier nicht zweckmäßig, Ort und Richtung getrennt zu erörtern, beides hängt genau zusammen. Beide werden nämlich im Leben bekanntlich durch Worte wie oben, unten, vorne, hinten, links, rechts und richtungsmäßig mit nach oben, nach unten usw. bezeichnet oder, wie wir hier gelegentlich sagen, benannt. Die schlechthinnige Ungleichartigkeit (die mit einer Anisotropie des Raumes nichts gemein hat) betrifft offenbar nicht die Orte und Richtungen eines mathematischen Raumes, ja nicht einmal zunächst „unseres" Raumes, sondern vorläufig nur *meines* persönlichen Raumes, in dem ich bin und

lebe. Wir haben hier also das Phänomen der *personalen Raumbezeichnung* vor uns. Dieses Phänomen geht offenbar dem voraus, was man *egozentrische Lokalisation* genannt hat und übertrifft diese an Inhalt. Denn es ist unvermeidlich, daß, fassen wir die räumliche Bestimmtheit der Wahrnehmung als eine Relation, sich ergibt, daß Orte und Richtungen immer auf *einen* Ort in einem Richtungssystem bezogen erscheinen, welcher irgendwo in meinem eigenen Körper liegt. Aber auch hier ist festzuhalten, daß wir diesen nicht nur als Beziehung erleben, sondern aus einer reichhaltigen unmittelbaren Gegebenheit der Wahrnehmung eindeutig bestimmt erleben, und daß von einer Beliebigkeit der Bezeichnungen, wie sie in einem konstruierten Koordinatensystem besteht, keine Rede sein kann. Meine Rechte wird niemals meine Linke, selbst wenn ich das Wort an sie anschreibe. Der sogenannte bilateral-symmetrische, aber durch Rechtshändigkeit, Lage des Herzens u. dgl. teilweise asymmetrische Aufbau, der aufrechte Gang und die frontale Anordnung der meisten Sinnesorgane sind biologische Fakta, welche einer mathematisch ausdrückbaren Bedeutung völlig ermangeln und doch biologisch ganz und gar „richtung"gebend sind. Es ist wohl ganz unangängig, die Dreidimensionalität des euklidischen Raumes etwa auf diese personale Raumbestimmtheit unseres Körpers zurückführen zu wollen, denn bei diesem Zurückführen ist gar nicht einzusehen, warum der Entdecker des mathematischen Raumes die charakteristische Unvertauschbarkeit von links und rechts, oben und unten usw. solle eliminiert haben. Anerkennt man hierfür aber das Motiv, eben einen mathematischen Raum zu besitzen, dann liegt der Schwerpunkt bereits auf dem, was gerade nicht zurückführbar ist: die Indifferenz des quantitativen Denkens gegenüber dem biologischen Tatbestand. Es ist vielmehr hier noch ein zweites Merkmal unserer Wahrnehmungen zu betrachten, welches in ganz gleicher Weise das amathematische Wesen des Wahrnehmungsraumes erkennen läßt. Dies ist die Tatsache, daß jene als egozentrische Lokalisation vorhin bezeichnete Beziehung auf den eigenen Körper im Wahrnehmen wiederum eingebettet ist in ein (entgegengesetzt wirkendes) Sichvorfinden in einem festen Umweltraum. Wir nehmen einen Raum um uns wahr und nehmen uns in diesem Raum wahr, aber dies wiederum nicht rein als eine Relation, sondern in der ganz einseitig dahin bestimmten Weise, daß der Umweltraum als ein unbewegter, wir selbst als in ihm ruhend oder bewegt erscheinen. Hat man astronomische Kenntnisse, so kann man sich überdies klarmachen, daß diese ruhende Umwelt die *terrestrische* ist, und daß also unter den zahlreichen (im Sinne einer Relativphysik unbegrenzt zahlreichen) möglichen eines als ruhendes Bezugsystem ausgewählt erscheint, eben das irdische. Dies ist so sehr der Fall, daß wir eine hiervon abweichende Wahrnehmung fast immer als eine pathologische sofort erkennen und oft auch sehr peinlich als Schwindel empfinden. Auch hier treffen wir wieder einen möglicherweise mit physiologischen Einrichtungen interpretierbaren, aus der Indifferenz eines einheitlichen Vorstellungsraumes nicht ableitbaren biologischen Tatbestand[1]). Der personalen Bestimmtheit und der terrestrischen Bestimmtheit läßt sich als drittes Merkmal die *Ungleichartigkeit* innerhalb des wahrgenommenen Umweltraumes angliedern. Wir meinen damit den Unterschied der Richtungen, der z. B. für das Auge in der Differenz von Tiefenwahrnehmung und frontal-parallelen Flächenwahrnehmung zum Ausdruck kommt, aber auch in der Differenz zwischen einer getasteten, gesehenen, gehörten Räumlichkeit. Es scheint mir schon wegen der Blindgeborenen

[1]) Eine biologische, aber nicht beweisbare Deutung des festen Umweltraumes der Wahrnehmung ergibt sich, wenn man sich klarmacht, daß, wenn wir nicht von einem, sondern von *zwei* Individuen als der einfachsten möglichen Lebenserscheinung ausgehen (wofür Gründe sich finden), ein gemeinschaftliches Leben im Raum nur möglich ist, wenn beide das ruhende Bezugssystem nicht in sich, sondern an einem dritten Körper außer sich haben.

unzulässig zu sein, dem Normalen jede Raumwahrnehmung nichtoptischer Art abzusprechen, zumal schon eben beim Auge sich so zahlreiche Stufen zwischen der exquisit deutlichen flächenhaften Figur und weniger deutlichen, aber darum nicht weniger räumlich bestimmten Wahrnehmungen körperlicher Art vorfinden. Es muß in diesem Zusammenhang auch abgelehnt werden, die Behauptung, unser Sinnesraum sei der dreidimensionale euklidische oder dieser der dem Sinnesraum verwandteste. Dagegen spricht sowohl die Gesamtentwicklung der Geometrie wie auch die aus den künstlerischen Darstellungen und Dichtungen des Raumes hervorgehende Wandlung des Sehens und Wahrnehmens seiner Dimensionalität. Nichts würde uns und wird künftige Geschlechter vielleicht hindern, das, was wir von der Physiologie der Raumsinne wissen, mit den Denkmitteln einer ganz anderen als der euklidischen Geometrie zu bearbeiten, ja dies ist als Möglichkeit geradezu ein Postulat der Mathematik. Als eine Aufgabe der Physiologie aber stellt sich auch hier heraus, in den Raumwahrnehmungen die eigentümlichen und mathematisch gar nicht ergreifbaren biologischen Wesensarten und Sonderleistungen physiologisch verständlich zu machen. Dies geschieht, wenn wir für das Aufrechtsehen etwa die Wirkung der Erdschwere und ihrer Richtung auf das vestibuläre und evtl. noch andere Organe (Muskel- und Hautsinne) insofern verantwortlich machen können, als z. B. Störungen dieser Organe das Aufrechtsehen beeinträchtigen, sonst aber nichts an der Wahrnehmung.

Es sind im vorhergehenden mehrere Male Befunde gestreift worden, welche als Paradoxien insofern imponieren, als man nach Maßgabe der objektiven mathematischen Verhältnisse anderes erwarten sollte. Neben solchen Eigenschaften der Raumwahrnehmungen, welche mathematisch nicht recht ausdrückbar, bezeichenbar, begründbar sind, treffen wir also solche, welche dem sogar zuwiderlaufen, was bei einer sog. Parallelfundierung der Wahrnehmungen durch physiologisch-räumliche Ordnungen erwartet werden müßte. Strenggenommen gehört auch die so häufig gefundene Geltung des Weberschen Gesetzes bei Raumschwellen hierher, denn es widerspricht eben einer auf die Größenverhältnisse ausgedehnten Anwendung des Parallelprinzips, wenn statt des Parallelismus eine geometrische statt einer arithmetrischen Progression eintritt. Schon bei etwas weniger einfachen Figuren müßte eine arithmetische Beziehung zu Verzerrungen führen, und wir geraten in sehr komplizierte Hilfsannahmen. Solche Paradoxien machen uns vielmehr geneigt, gerade in der Antimathematik der Wahrnehmungen ein wichtiges und zur näheren Untersuchung aufforderndes Verhalten zu sehen.

Darum ist das mit der Geltung des Weberschen Gesetzes für schwellenmäßige sowohl wie überschwellige Unterschiedseindrücke aufgeworfene Problem hier noch genauer zu verfolgen. Es besagt, daß uns z. B. bei Vergleichung des Unterschiedes der Strecken a und b mit dem Unterschiede der anderen Strecken a' und b' in zahlreichen Fällen nicht die Unterschiedswerte $a-b$ bzw. $a'-b'$, sondern die Verhältniswerte $\frac{a}{b}$ bzw. $\frac{a'}{b'}$ als das Gleichartige und als „gleich" bzw. „ungleich" zu Beurteilende in der Wahrnehmung erscheinen. Diese Tatsache gewinnt sofort eine eigentümliche Bedeutung, wenn es sich um Figuren (z. B. Dreiecke, Ellipsen, Rechtecke u. dgl. m.) handelt. Denn dann bewirkt die besagte Eigenart der Wahrnehmungen und Eindrücke, daß durch sie und nur unter ihrer Voraussetzung zwei Figuren den Eindruck der *Ähnlichkeit* machen können. Damit kommen wir also zu einem ganz neuen und nach vielen Seiten hin bedeutungsvollen Begriff, dem zufolge wir zwei Dreiecke mit gleichen Winkeln jedoch ungleichen Seiten für ähnlicher erklären als zwei ganz gleiche Dreiecke, welche nicht richtungsparallel, sondern in zwei verschiedenen Stellungen dargeboten werden. Angesichts der Fülle und Mannigfaltigkeit der Ähnlichkeitsbeziehung nicht nur bei Figuren, sondern auch bei allen

anderen Arten und Bestandteilen der Wahrnehmungen, wie Farben, Tönen, Gerüchen, Rhythmen usw., zeigt sich sofort, daß wir hier nur auf die geometrische Unterart des zuerst bei der Ordnung der Empfindungen besprochenen Problems stoßen. Schon dort stellte sich mindestens ein Gesichtspunkt heraus, welcher auf das Rätsel der Ähnlichkeit wenigstens einiges Licht wirft: es ist die *Gegenständlichkeit* der Wahrnehmungen, der zufolge wir mit den Sinnen in der Regel nicht, wie manche Erkenntnispsychologien glauben machen, „bloß subjektiv" erleben, sondern *Dinge* und *Wesenheiten* sehen, hören usw. Wenn nun ein solcher Gegenstand sich verschiebt, nähert, entfernt, anders beleuchtet wird, seine Gestalt verändert und all dies mit einer gewissen mäßigen Geschwindigkeit erfolgt und als kontinuierliche Veränderung wahrgenommen wird, dann durchlaufen Empfindungen und Formen dieses Gegenstandes eine große Reihe von engbenachbarten und *ähnlichen* Erscheinungsweisen. Dieses Verhalten wird dann zugleich zur sinnlichen Voraussetzung eben der *Identität* des Gegenstandes. Reflektieren wir auf diese Identität, so können wir uns weiter verdeutlichen, daß er trotz *seiner* Identität *uns* in verschiedener, wiewohl sehr ähnlicher Weise erscheinen kann. Wir können diese Ähnlichkeiten der Wahrnehmungen alsdann evtl. auch dort wieder finden, wo wir mehrere verschiedene Gegenstände vergleichen. Phänomenologisch ist also ein Wesensunterschied, ob ich ein identisches Ding, welches sich ändert, wahrnehme, oder ob ich durch besondere Einstellung die Ähnlichkeit seiner sukzessiven Erscheinungsweisen wahrnehme, oder ob ich, drittens, die Ähnlichkeit verschiedener Dinge wahrnehme.

v. Kries[1]) hat eine Reihe von überzeugenden Gründen angeführt, wonach es nicht angeht mit Hering und Mach Ähnlichkeit als „teilweise Gleichheit" zu definieren. Bei zwei Tönen von wenig verschiedener Schwingungszahl wird diese Definition z. B. sinnlos. Die Überlegung, welche physiologischen Bedingungen zur Ähnlichkeit gehören, kann bisher hauptsächlich nur Schwierigkeiten aufdecken und klarstellen, daß hier etwas Besonderes vorliegen müsse. Eine dieser Schwierigkeiten liegt darin, daß man die soeben phänomenologisch unterschiedenen Gegenstandsbeziehungen nicht gut aus den Beschaffenheiten der Reize herleiten kann. Wann konstatieren wir Ähnlichkeit eines Dinges mit einem anderen? wann Identität bei ähnlicher Erscheinung? Im ersten Fall klingt ein Erinnerungsbild an einen anderen Gegenstand an, im zweiten Fall erfolgt Wiedererkennen, also ein sehr prägnantes Erlebnis. Reizphysiologisch sowohl wie für die Theorie zentraler Vorgänge macht aber beides die Schwierigkeit, daß die Funktion der Ähnlichkeit und des Wiederkennens sich als eine nicht an die Erregung ganz bestimmter Strukturteile gebundene erweist. Ein Dreieck wird als solches erkannt, gleichviel auf welchen Teil der Netzhaut, gleichviel auf ein wie großes Areal der Netzhaut, gleichviel bei welcher Stellung der Augen es abgebildet werde. Wer annimmt, die Raumwerte der Netzhautelemente seien durch eine Art von geometrischer Erziehung des Auges erworben, muß eine ganz unerhörte Konstruktionsarbeit der nervösen Verbindungen annehmen, wenn er fordert, ein Dreieck, also eine höchst primitive Figur, werde, wie und wo es auch dargeboten werde, aus den Ortswerten der retinalen Elemente jedesmal konstruiert. Wer andererseits jenen Hypothesen huldigte, nach welchen für jede derartige Vorstellung einer Figur usw. eine bestimmte, nach Art eines Resonators anklingende Stelle der zentralen Struktur vorhanden sei, vermochte doch niemals zu erklären, wie die so überaus verschiedenen peripheren Stellen und oft sogar von mehreren Sinnesgebieten her kommenden „ähnlichen" Erregungen ihren Weg immer gerade nach dem Gebiete finden sollten, welcher Träger jenes Engramms, oder wie man es nennen wollte, ist. Aus der-

[1]) v. Kries: Allgemeine Sinnesphysiologie, S. 123 ff.

artigen Dilemmen ist ein Ausweg nicht sichtbar. Aber man kann feststellen, daß immer mehr Material dafür herbeigetragen ist, daß die sog. psychologischen Theorien, welche das Problem durch Verschmelzung von Wahrnehmungen mit Erinnerungsbildern lösen wollen, unzulänglich und gar nicht recht verifizierbar sind, und daß auch hier die Aufgaben der eigentlichen Sinnesphysiologie fortwährend wachsen, wenn sie sich nur entschließt, sich der Heuristik phänomenologischer Feststellungen anzuvertrauen. Auf diesem Wege läßt sich dann doch zeigen, daß auch gewisse physiologische Besonderheiten anzeigen, daß das Figurenerkennen, das Bemerken von Ähnlichkeiten und das Wiedererkennen von Dingen auch physiologisch nahe zusammengehörende Leistungen sind. So läßt sich zeigen, daß der zeitliche Ablauf dieser Vorgänge an gewisse charakteristische Grenzen gebunden ist, daß er die Reflexzeiten durchweg wesentlich übertrifft. Es läßt sich ferner zeigen, daß sie durchweg nicht verständlich werden als unmittelbare Wirkungen der Reize, insofern bei gleichem Reiz und gleicher Disposition der Sinnesorgane (hinsichtlich Stimmung usw.) doch ganz verschiedene Eindrücke entstehen — ein Kriterium, welches wir gelegentlich der Begriffe Einstellung, Umstellung mehrfach schon benutzt haben. Endlich, und dies hängt damit zusammen, hat man die Besonderheit dieses ganzen Gebietes darin erblickt, daß es sich um Wirkungen handle, welche nicht aus ihren Elementen durch Zusammensetzung aufgebaut werden könnten, welche also nicht additiver oder überadditiver Art sein sollen. Diese letzte, wesentlich negative Bestimmung kann auch positiver formuliert werden, wenn man sagt, daß für die fraglichen Erscheinungen immer das Ganze eines Vorganges verantwortlich sei und daß dies Ganze sich durch seine Ganzheit geltend mache, indem es nur als Ganzes das besitze, was entscheidend ist: *eine Gestalt*. Die von v. Ehrenfels[1]) zuerst gefundenen Definitionen beschränkten sich darauf, die große psychologische Selbständigkeit formaler Gestalten, wie Figur, Rhythmus gegenüber den besonderen Empfindungsinhalten und Darbietungsweisen herauszuarbeiten. Ob und in welcher Weise diese Tatsache für die Physiologie verwertbar sei, hat er nicht entscheiden wollen. Viel später hat Koehler[2]) hier eine bestimmte Deutung versucht, die mir unzulässig erscheint. Er wies darauf hin, daß dieses überadditive Moment der Gestalt auch in zahlreichen Theorien und Theorieanwendungen der Physik auftrete, insofern auch dort die Wirkung z. B. einer elektrisch geladenen Kugel nicht verstehbar ist, wenn man von der Gestalt der Kugel absieht. Nichts freilich dürfte selbstverständlicher sein, da ja eben nicht von einer Ladung, sondern einer geladenen Kugel ausgegangen wird. Koehler scheint nicht bedacht zu haben, daß wir dieses Problem eben bereits unter der Voraussetzung einer ganz bestimmten und meistens optisch-anschaulichen Raumvorstellung aufstellen und dann lösen. Wir sehen auch heute noch die Physik, zumal die *anwendende* Physik meist ausgehen von durch Raumwahrnehmungen gegebenen oder wenigstens im Prinzip wahrnehmbaren Dingen, Strukturen, Konstellationen, also von Gegebenheiten, die *unter* den Gesetzen der Wahrnehmbarkeit und innerhalb deren Grenzen gegeben sind. Es ist nicht gerade überraschend, daß wir dann das Strukturmoment wiederfinden. Gehen wir aber dabei weiterhin analytisch vor, so ist hier wie in der ganzen Physik die Aufgabe des Aufbaues aus Elementarkräften, die Integrierung des Vorganges möglich, und diese erfolgt, wird die Mathematik der Aufgabe Herr, additiv. Daß dabei z. B. der geometrische Ort einer Wirkung im Raume nur konstruierbar ist, wenn wir die Raumstruktur („Gestalt") kennen, ist selbstverständlich, bezeugt aber kein überadditives Moment, sondern bezeugt nur, daß man sich die Welt nur vorstellen kann,

[1]) v. Ehrenfels: Vierteljahrsschr. f. wiss. Philos. 1890, S. 249.
[2]) Die physischen Gestalten in Ruhe und im stationären Zustande. Braunschweig 1920.

wenn man sie sich vorstellen kann. Wenn also die „physikalischen Gestalten" gar nichts anderes sind als unsere Vorstellungs- und Wahrnehmungsgestalten selbst, dann ist in der Tat für eine Psychophysik mit ihnen nichts gewonnen. Wir stoßen hier nur auf eine neue Variante der alten parallelistischen Theorien, welche mehr durch eine erkenntnistheoretische Tendenz als durch eine greifbare Sacherkenntnis bestimmt sind, und in diesem Sinne hat Koehler seinen Versuch mit einer gewissen Folgerichtigkeit als einen naturphilosophischen bezeichnet, freilich, wie ich fürchte, im Sinne einer nicht erkenntnistheoretischen sondern einer realen Art der Naturerkenntnis. Gerade für diese aber liegt in der Wiederbelebung des Parallelismus von Makrokosmos und Mikrokosmos das Heil für die Biologie nicht, seitdem der Makrokosmos als Domäne der Physik unter die Herrschaft unbiologischer (mechanischer, elektrodynamischer, quantentheoretischer, relativistischer) Prinzipien gekommen ist. Die Gewinne der Phänomenologie würden auf diesem Wege, wie zu befürchten steht, verlorengehen, denn sie liegen ja gerade darin, daß sie statt einer mehr oder weniger auf abstrakte Kategorien gezogenen Psychologie eine Wesenslehre in die sinnlichen Wahrnehmungen hineintragen, welche eine neue und fruchtbare Verbindung zwischen geistigen Wesenheiten und natürlichen Vorgängen in Aussicht stellt. Eine solche neue Verschmelzung getrennter Lager der Wissenschaft kann nicht gelingen, wenn sie vom physikalischen Weltbild ausgeht, gerade in dem Augenblick, wo dieses Weltbild aufzuhören scheint ein Bild zu geben, um zu einer nicht vorstellbaren Funktionentheorie zu werden. Sondern sie wird anheben müssen, von dem Vorgange des Lebens und in dieser Hinsicht erscheint das Zurückgehen von einer mechanomorph zu einer biomorph aufgestellten Kategorientafel der Wissenschaft als ein dringendes Erfordernis, ja als ein Programm. Daß in diesem Plane aber Grenzbegriffe der Mechanik, wie „überadditiv", „Ganzheit" u. dgl. eine entscheidende Rolle spielen, erscheint nicht wahrscheinlich.

Ein beliebtes Beispiel für spezifische Gestaltprozesse ist das Herausspringen der gesuchten Gestalt („wo ist der Fuchs?") aus einem Vexierbild. Was nun hier sehr eindrucksvoll erlebt wird, weil es ein Moment der Überraschung und der Erstmaligkeit enthält, ist seiner allgemeinen Art nach wohl nichts anderes, als was bei *jeder* Wahrnehmung vorhanden ist, nämlich das, was wir als bestimmten Gegenstand bezeichnen müssen. Wir können dem Prinzip der Gestalt die Wendung geben: *jede Wahrnehmung steht unter einem Gesetz bestimmter Gegenständlichkeit.* Dieses Gesetz umschließt dann zugleich eine ganze Reihe der im Vorhergehenden mehr kursorisch gefundenen Einzelprinzipien. Ehe wir es abschließend darlegen und mit neuen Gedanken verbinden, müssen wir aber noch die zeitlichen Ordnungen kurz betrachten. Auch ein anderer meist im Zusammenhang mit räumlichen Figuren- und Gestaltproblemen erörterter Gegenstand betrifft die sog. geometrisch-optischen Täuschungen. Diese bieten aber nichts Wesentliches, was sich nicht auch auf nicht-optischen Sinnesgebieten fände und haben ihre allgemeine Beachtung mehr wegen des Problems der Täuschung gefunden. Auch dieses wird am besten dort behandelt, wo wir in allgemeiner Weise über Gegenständlichkeit und sinnliche Wahrheit zu sprechen haben. Dagegen kann ein diese sehr skizzenhafte Erörterung des sinnesphysiologischen Raumproblems abschließender Gedanke schon hier zu formulieren versucht werden. Es sollte nicht bestritten werden, daß unser Denken über Raumprobleme einen formalen Raumbegriff, der völlig einheitlich, völlig abstrakt, völlig unveränderlich feststeht, bilden und vielleicht niemals völlig entbehren kann. Aber ebenso entschieden mußte darauf hingewiesen werden, daß dieser Raumbegriff (etwa so wie er auch in der „Raumvorstellung" von v. Kries formuliert ist) nichts vorherzusagen gestattet über die Eigentümlichkeiten der Raumwahrnehmungen. Gehen wir nun auch hier davon aus, daß es sich

um Raum*wahr*nehmungen d. h. um Wahrnehmungen von etwas Wirklichem, Daseiendem handelt, daß dieses Zimmer, dieser Marktplatz, dieses Bergland so da ist, wie wir es mit den Sinnen sehen und erfahren, dann sind diese Räume unserer Wahrnehmung ganz gewiss von anderer Beschaffenheit als jenem Raumbegriff entspräche. Denn dies Nah und Fern, dies Links und Rechts, dies Groß und Klein — all dies sind Bestimmtheiten, welche mit einem mathematischen Raumbegriff nicht adäquat beschreibbar und benennbar sind; es sind eben die Wahrnehmungsräume; wenn wir sehen, so sind es Sehräume, wenn wir tasten Tasträume. Die Realität dieser Räume zu bezweifeln ist Sache gewisser Formen der Philosophie, doch nicht Sache der Wissenschaft, welche wir hier im Auge haben. Um sie aber gegenüber mathematischen Raumbegriffen abzusondern, bietet sich als eine geeignete Benennung der der *Lebensräume* dar. Die von Hering eingeführten Bezeichnungen Sehraum, Sehding usw. haben den bedeutenden Vorteil, daß sie jene Abgrenzung gegen die Mathematik oder Physik ausdrücken. Aber sie haben den Nachteil, daß sie die Verführung nicht genug ausschließen, als sei damit etwas „nur Subjektives", „nur Psychologisches", also etwas, gemessen an der Natur, die im wirklichen Raum sei, nur Vorgestelltes, eigentlich Unwirkliches. Diese Art von Auswirkung und eigentlich Umdeutung der idealistischen Philosophien in der Naturforschung ist nicht am Platze und sie hat, wie besonders die gerade von Schopenhauer gefundene Prägung: „die Welt ist meine Vorstellung" zeigt, völlig andere, nämlich sog. weltanschauliche Motive hinter sich stehen. Es sind das Motive, welchen unsere Naturforschung jedoch fern stehen muß. Sprechen wir aber von einem Lebensraum, so drücken wir zugleich die Realität, welche in einer Wahrnehmung nun einmal wesensmäßig gegeben wird, aus und auch die in der Sinnesphysiologie tausendfach erhärtete Tatsache, daß es sich nicht um die Welt der mathematischen und logischen Relationen handelt, in welcher sich der Gegenstand unserer Forschung befindet, sondern um die Welt des Lebendigen. Von ihr nimmt die Wissenschaft Kenntnis, wenn sie nicht sich beschränkt auf die Ermittelung materiell-nervöser Prozesse, sondern diese nur benutzt als ein Hilfsmittel in der Untersuchung der Sinne als der biologischen Träger der Wahrnehmungen.

VII. Zeitliche Ordnungen.

Es ist interessant, daß in der Geschichte der Wissenschaften von Raum und Zeit diese beiden bald in allen wichtigen Beziehungen gleichartig behandelt, bald in scharfen Gegensatz zueinander gestellt wurden. In unseren Tagen hat es vielleicht den größten Eindruck gemacht, daß die Kritik der physikalischen Messungen die unentrinnbare Relation zwischen beiden bewiesen hat. Auf der anderen Seite ist der mathematischen homogenen Zeit ein Begriff der historischen Zeit gegenübergestellt worden [Bergson[1])]. Den Psychologen ist nicht entgangen, daß ebenso wie beim Raum auch bei der Zeit die reale Erscheinung — im Gegensatz zu psychischen Funktionen — nicht bloß als Verhältnis, sondern als ein Absolutes auftritt. Jener, wie wir statt Absolutheit lieber sagen, *Bestimmtheitscharakter* (als „rechts", „oben" usw. beim Raum gegeben) kommt bei der Zeit in Bezeichnungen wie früher, später, vergangen, gegenwärtig, zukünftig, kurz, lang, ewig, schnell, langsam usw. zum Ausdruck. Ganz analog wie beim Raum sind die damit gemeinten Eigenschaften des zeitlichen durch mathematische Ausdrücke nicht hinlänglich erfaßbar. Was in ihnen sich darbietet ist mancherlei. Man kann in ihnen erkennen die einsinnige Richtung der erlebten Zeit, die unvergleichbare Stellung der Gegenwart zwischen zwei wiederum untereinander unvergleichbaren Zeiten, Andeutung

[1]) Bergson: Matière et mémoire.

eines Begriffes von einer Zeitgeschwindigkeit neben dem selbstverständlichen einer Geschwindigkit des in der Zeit Vorgehenden, Eindrücke von verschiedenen Zeitdauern. Wir können das Ergebnis unserer Raumbetrachtung übertragend sogleich vorwegnehmen, daß sich hier neben den Lebensraum der Begriff einer *Lebenszeit* stellen läßt. Diese verhält sich zur mathematischen und etwa (nicht-relativistisch) homogen gedachten Zeit so, daß wir unsere Zeitwahrnehmungen nicht schlechthin durch eine solche objektive, d. h. durch Uhren, Gestirne u. dgl. gemessene bestimmt oder in sie eingeordnet sehen, sondern daß die erlebte oder wahrgenommene Zeit ihre eigenen Gleichheits-, Gleichzeitigkeits-, Längeneindrücke usw. besitzt, welche mit der objektiven Zeit nicht übereinzustimmen brauchen. Stimmen sie nicht überein, dann finden wir uns aufgefordert, den physiologischen Hergang dafür verantwortlich zu machen, so, indem wir eine Latenzzeit auf die verhältnismäßige Länge der Leitungsbahnen und die Trägheit der Erregungswelle zurückführen. Auch bei der Zeit ist dem Vorurteil entgegen zu treten, als dürfe die Zeit, die wir wahrnehmen, eine bloß relative genannt werden. Auch die Zeitwahrnehmungen sind der höchsten Bestimmtheit und Deutlichkeit fähig; *relativ* sind nicht die Wahrnehmungen sondern ihr Verhältnis zur sog. objektiven, d. h. gemessenen Zeit; da diese nun einmal als die homogene *definiert* ist und diese Definition sich bewährt hat, ist die wahrgenommene in Beziehung auf sie inhomogen und nur relativ. Niemand vermöchte aber die Behauptung wirklich zu widerlegen, wenn jemand plötzlich erklärte, die objektive Zeit habe ihre Geschwindigkeit seit heute verdoppelt, weil er dergleichen erlebe. Nur ein Mehrheitsbeschluß derer, die dies Erlebnis nicht haben, nicht ein objektiv messender Beweis wäre hier überhaupt möglich. (Eine analoge Betrachtung ergibt sich für den Raum von selbst.) Sobald die Menschheit das Maß der Zeit nicht durch die Spanne zwischen Geburt und Tod, sondern durch Tage, Monate und Sonnen definiert, ist also zwischen Lebenszeit und objektiver Zeit derselbe Konflikt gegeben, welcher schon im Gebiet der Empfindungen, der Räume das sinnesphysiologische Problem aus sich hervortreibt.

Man übertreibt wohl nicht, wenn man unsere sinnesphysiologischen Kenntnisse über die Zeit gegenüber dem Raum als verhältnismäßig sehr geringe bezeichnet. Es scheint mir doch wahrscheinlich, daß der Grund dafür in einigen sehr tiefgehenden Besonderheiten der Zeit überhaupt liegt. Hierbei läßt sich anknüpfen an die in neuerer Zeit wohl meist von KANT ausgehende Behauptung, die Zeit sei die Form der *inneren* Vorgänge κατ' ἐξοχήν, ebenso wie der Raum die der äußeren, übrigens ebenfalls in der Zeit gegebenen Welt sei. So ist die Zeitanschauung von KANT direkt als innerer Sinn bezeichnet worden, vermöge dessen uns nicht allein eine äußere sondern auch eine innere Welt gegeben sei, die demnach allerdings mit einer beschränkteren, weil eben nicht zugleich auch räumlichen Anschauung ausgestattet und darum auch ungleich schwieriger zu erforschen wäre. Viele Schwierigkeiten der Psychologie, so vor allem ihr Mangel an messenden Methoden, schien sich von hier aus einleuchtend verstehen zu lassen. Freilich könnte man sogleich fragen, warum wir eigentlich nicht ebenso wie wir die äußere Welt unter Mitwirkung eines inneren Sinnes erkennen, ebenso umgekehrt die innere Welt unter Mitwirkung eines äußeren Sinnes sollten erschließen können, da uns doch auch die äußere nicht unmittelbar gegeben, sondern nur indirekt durch „subjektive Wahrnehmungen" erschlossen sei. Und der messenden Psychophysik scheint ja ein solcher Gedankengang ungefähr vorgeschwebt zu haben. Allein bestehen bliebe gerade auch hier die Hypothese, daß für das Psychische allein die Zeit diejenige objektive Form sei, in der wir seine Inhalte wissenschaftlich, d. h. hier in erster Linie mathematisch zu ordnen vermöchten; denn das Psychische sei uns nur in der Zeit überhaupt gegeben. Da aber die psychologische Deutung

des Wahrnehmungsbegriffes, nach der Wahrnehmung nichts anderes und nicht mehr wäre, als ein psychischer Inhalt oder Vorgang, es mit sich bringt, daß das Äußere, um uns gegeben zu werden, ins Innere hineingehen müßte oder in Wahrheit selbst von Anfang an im Psychischen sei und uns (durch einen unbegreiflichen Vorgang) hinausprojiziert werde, so würde denn die Zeit in jedem Falle eine Priorität vor dem Raum besitzen und eigentlich jeweils die Vorbedingung darstellen, unter welcher diejenigen Assoziationen sich knüpfen, welche als Raum imponieren; Raum, so könnte man extrem sogar dann sagen, ist nur ein Gleichzeitiges.

Die Bedeutung solcher Spekulationen für die Sinnesphysiologie mag gering scheinen. Sie sind hier aufgeführt worden, weil die Tatsache, daß so entgegengesetzte Meinungen überhaupt möglich sind, offenbar darauf beruht, daß eine gewisse Entscheidung unter ihnen durch bloße psychologische Feststellungen nicht möglich ist. Denn psychologisch ist es keineswegs immer ohne weiteres evident, ob der Inhalt einer sinnlichen Wahrnehmung ein zeitlicher oder ein räumlicher oder beides genannt werden müsse. Wenn wir eine Sternschnuppe sehen, so können wir sicherlich sagen, daß durch Richtung und Ort am Sternhimmel eine räumliche Bestimmung gegeben ist, auch daß eine Bewegung in bestimmter Richtung erfolgte, macht das Erlebnis gerade charakteristisch; ob aber eine Zeitwahrnehmung vorhanden, ob dem Ereignis eine zeitlich vorstellbare Dauer zukomme, kann sehr fraglich bleiben. Der Eindruck ist ein „momentaner" und es bedarf einer mathemathischen Reflexion, um gewiß zu werden, daß eine Bewegung mit endlicher Geschwindigkeit auch eine gewisse Zeit daure. Fehlt das Zeiterlebnis wirklich, so stoßen wir auch hier auf einen mit der mathematischen Logik nicht verträglichen Sachverhalt. Ich möchte der Ansicht sogar zuneigen, daß beim *Sehen von Bewegungen* ein spezifisch räumliches Erlebnis vorliegt, welches, solange es erlebt wird, eine Einstellung auf die Zeit sogar verdrängt. Hier wird sehr deutlich, daß die Wahrnehmung von Zeiten eben eine Wahrnehmung sui generis ist, die wir in der Regel gar nicht haben, und die Behauptung, alles Psychische bewege sich in der Zeit, ist unzweifelhaft eine konstruierte, eine irgendwoher erschlossene, aber nicht eine im Fluß des psychischen Geschehens selbst als Phänomen aufweisbare. Nur wenn wir uns zur Zeit als Wahrnehmende verhalten, ist die Zeit überhaupt phänomenal vorhanden; in allen anderen Fällen ist sie im gleichen Sinne nicht vorhanden wie mein Zimmerraum nicht vorhanden ist, wenn ich gerade einer logischen Denkoperation hingegeben bin.

Betrachten wir aber die eigentlichen Zeitwahrnehmungen, d. h. Wahrnehmungen zeitlicher Ordnungen von Empfindungen, so ergibt sich auch hier sehr deutlich eine Mannigfaltigkeit charakteristischer Leistungen. Sie zu bezeichnen hat die Sprache einige Mühe und sie löst diese Aufgabe unter Verwendung aus dem Raum geholter und daher bildhafter Ausdrücke wie Zeitpunkt, Zeitort, Zeitstrecke; auch macht sich eine Eigentümlichkeit schon bei den Benennungen geltend, welche den Künsten vielleicht früher noch als den Wissenschaften offenbar wurde, nämlich, daß ebenso wie der Raum besonders dem Auge, so die Zeit besonders dem Ohr, aber auch den Bewegungen verbunden ist. Melodie, Rhythmus, Takt und Tanz sind im Leben eng verschlungene Produkte der Sinne und Handlungen der Glieder.

Es würde eine dem engen Raum dieser Einleitung nicht entsprechende Folge von Wiederholungen ergeben, wenn alle die bei der räumlichen Ordnung des Sinnlichen besprochenen Fragen allgemeiner Natur bei der Zeit ebenfalls erörtert würden; zumal bei der vollkommenen Analogie der Hauptergebnisse darf hier davon abgesehen werden. Dagegen ist bei der Zeit ein Punkt von überragender Bedeutung, der ihr ganz allein eigentümlich ist, nämlich diejenigen Ordnungen, deren

Verknüpfungen mit Sinneswahrnehmungen oft behauptet aber oft auch bestritten wurde: die als Gedächtnis, Erinnerung und Erfahrung bezeichneten. Sie dürfen in einer allgemeinen Sinnesphysiologie nicht übergangen werden, weil sich eine sehr beträchtliche Gruppe von Erscheinungen gefunden hat, welche man nicht aus den im Augenblick der Wahrnehmungen gegebenen Sinnesreizen ableiten konnte, sondern aus sog. Dispositionen der Sinne, und viele dieser Dispositionen wiederum schienen sich verstehen zu lassen als Nachwirkungen früherer Sinnesvorgänge. Streng genommen würden hierher also schon die Adaptionen, Umstimmungen, Ermüdungen gehören. Aber über sie und ihre zeitlichen Maße hinaus wird auch zu weiter zurückliegenden Eindrücken, ja schließlich auf die Gesamtheit des individuellen und stammesgeschichtlichen Vorlebens des Organismus zurückgegriffen. Die Schwierigkeit diese Momente richtig abzuschätzen ist in den Debatten über nativistische und empiristische Erklärung zum Ausdruck gekommen. Zu wenig ist dabei wohl beachtet worden, daß, wenn das Lernen und das Erinnern eine physiologische Funktion ist, auch das Verlernen und das Vergessen eine solche sein dürfte. Es ist das Verdienst der Psychoanalyse Freuds, dies wenigstens in der Psychologie zur Geltung gebracht zu haben. Ferner ist eine phänomenologisch und physiologisch gleichwichtige Unterscheidung (Bergson) die strenge Trennung des Gedächtnisses, welches wir üben, wenn wir einen Vers lernen, von der Erinnerung, welche wir üben, wenn wir eine Begebenheit in der Zeit uns so erinnern, daß wir „an jene Zeit denken", zu der sie passierte, also eine richtige Einordnung in die Vergangenheit zugleich vollziehen. Im ersten Falle handelt es sich um lediglich assoziative oder gestaltende Akte in der Zeit, im zweiten Fall um identifizierende Akte, bei denen ein Geschehen in der ihm zukommenden geschichtlichen Zeit vorgestellt wird. Dieser Unterschied hat denn auch zu der erwähnten Trennung der mathemathischen von der historischen Zeit geführt. Ich nehme z. B. einen mir bekannten und geläufigen Rhythmus (man denke z. B. an Trommler-Melodien, an das gewohnte Klopfen meiner Bedienung an der Tür) auch in Hinsicht auf seine zeitliche Gestalt, nämlich eben als eine charakteristische *Gestalt* anders wahr, als einen mir völlig unbekannten Rhythmus (wenn ich z. B. zum ersten Male in die Morsetelegraphie eingeführt werde). — Die Einführung eines veränderten Stundenplanes, einer Sommerzeit u. dgl. bringt eine Menge von Zeiterlebnissen mit sich, welche, von Fremdheitsgefühlen begleitet, deutlich zeigen, daß wir die zeitlichen Ordnungen stets sowohl als rhythmische Ordnungen wie auch als Einordnungen in den Lebensablauf der Zeit erleben. Jede Dissoziation zwischen beiden kann in eigentümlicher Weise besonders erlebt werden, und wir drücken dies eben mit den Worten Gewohnheit und Fremdheit aus.

Höre ich z. B. zu ungewohnter Zeit einen sonst mir bekannten Gesang, sehe einen sonst mir bekannten Menschen, so kann mir zwar ihre Gestalt, Rhythmus, Geste völlig deutlich, als Gestalt usw. ein Ganzes der Wahrnehmung werden, aber eine zweite Zeitbestimmung kann noch fehlen und dann doch plötzlich hinzukommen: die Wahrnehmung als eines schon Bekannten, die sich in Worten etwa ausspricht wie „das ist ja das", „das bist ja du". Obwohl also die innere zeitliche Ordnung des Gegenstandes (Rhythmus, Geste) als Gestaltetes wahrgenommen wird, kommt ein *Wiedererkennen*, eine Anamnesis, in der Wahrnehmung hinzu und wir sehen jetzt auch evtl. Dinge die wir vorher nicht sahen, z. B. eine Veränderung im Tempo, in der Kurve des Ablaufs u. dgl. mehr — eine Veränderung „gegen früher". Hier zeigt sich also, daß eine historische Zeitwahrnehmung hinzukommt, ein Vermögen das Wahrgenommene nicht allein als Zeitgestalt, sondern als bestimmten Ort in meiner Lebenszeit unmittelbar wahrzunehmen. Ganz deutlich wird die Mannigfaltigkeit derartiger historischer Zeitwahrnehmung, wenn man den Eindruck eines menschlichen Gesichtes erwägt, in dem ich, ist es ein Kind,

die späteren Züge des Erwachsenen, ist es ein Alter, die früheren der Jugend spüre; oder wenn wir die Stätte unserer Kindheit, uraltes Spielzeug wiedererblicken und nun sehr bestimmt die Zeitdistanz in der Wahrnehmung erleben. Zwei Dinge scheinen hier eng zusammenzuhängen: die Identifikation, das Wiedererkennen und dann die feste Einordnung in meine Lebenszeit. Die letztere bewirkt, daß ich die Vergangenheit an einem bestimmten Zeitort erinnere, so z. B. „vor 5 Minuten, vor einer Stunde, vor 10 Jahren", zugleich aber auch, daß ich das gegenwärtige Erlebnis eben als von diesem vergangenen Ort um solch bestimmten Betrag distanziert erlebe. Auch das Herannahen eines bedeutenderen Ereignisses kann bewirken, daß ich meine sinnliche Gegenwart in solchen Zeitbestimmungen erlebe: „noch so lange, noch 10 Minuten, 3 Sekunden". Sind derartige Erlebnisse auch nicht sicher an Sinneswahrnehmungen gebunden, so können sie doch, wenn ich die Schläge der Uhr, das Rücken des Zeigers wahrnehme als deren Zeitordnung wahrgenommen werden. Die beiden hier unterschiedenen Arten der Zeitwahrnehmung sollen nicht, wie es nahe liegen könnte, als relative und absolute unterschieden werden, sondern als Zeitgestalt und als historische Zeit. Nur für die letztere eignet sich auch der Ausdruck Lebenszeit der oben eingeführt wurde. Zeitgestalten haben, wie dies auch bei den räumlichen Wahrnehmungen bekannt ist, gewisse Grenzen, über die hinaus wir kein Ganzes und Einheitliches mehr wahrzunehmen vermögen; sie haben eine begrenzte Überschaubarkeit und sie dürfen also keinen unbegrenzten Inhalt, keine beliebige Dauer haben. Die Zeit, welche überschaut wird und in diesem Sinn als Einheit erlebt wird, hat Stern[1]) auch als Präsenzzeit bezeichnet.

Die objektive Zeit der Physik ist, wie wir sehen auch auf diesem Gebiete das gedankliche und zugleich methodische Mittel um die völlig selbständigen phänomenologischen Zeitordnungen, Zeiterlebnisse auf den Seinskreis der äußeren Natur beziehen zu können. Die erlebten oder wahrgenommenen Zeiten sind nicht jene objektiven mathematischen, aber sie sind darum doch reale Zeiten und fest bestimmte Zeiten. Absolut nennen wir sie nicht, weil hierunter viel zweckmäßiger jener in einer Mathematik und Physik notwendige Gegensatz zu relativ bezeichnet wird: das Verfahren nämlich bei Messung und Berechnung einen Punkt, ein Maß als festen Ausgangspunkt zu wählen. Phänomenologisch und historisch eignet sich hierfür Geburt und Tod, Erwachen und Einschlafen, die Mahlzeiten, die Lebensalter, die Krönungen und Kriege, mathematisch ein willkürlich gewählter und darum indifferenter Punkt und sein Abstand von einem zweiten Punkt der Zeit (z. B. Fallzeit schwerer Körper, Pendelzeit). Der Gegensatz von relativ und absolut ist viel zu arm, um den Reichtum von Zeitarten, Zeiterlebnissen hinreichend auszudrücken, enthält er doch nicht einmal die eindeutige Richtung der Zeit. Die Begriffe schnell, langsam, früh und spät, jung und alt, heute, gestern, morgen, vorher, nachher sind, weil sie eben Bestimmtheiten der Lebenszeit sind, in mathematischer Sprache nicht ausdrückbar.

Eine Hauptschwierigkeit ist nun, daß die im vorhergehenden beschriebenen sinnesphysiologischen Methoden zu einem großen Teile selbst wieder einer physiologischen Kritik unterworfen werden müßten, wenn es sich in Zukunft bestätigen sollte, daß es wirklich eine in Regeln, Gesetzen, Ordnungssystemen ausdrückbare Physiologie des Zeitsinnes gibt. Denn alle jene methodischen Operationen, bei welchen wir z. B. zwei sukzessiv dargebotene Wahrnehmungen zu vergleichen haben, würden dann ja selbst wieder unter den besonderen Zeitsinngesetzen stehen. Wir haben den von Fechner schon erörterten „Zeitfehler" bereits erwähnt. Von psychologischer Seite ist vielfach dargelegt worden, daß bei Sukzessiv-Verglei-

[1]) Stern: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 13, S. 325. 1897.

chungen der zweite Reiz als der dem Urteilsvorgang zeitlich nähere eine fundamental verschiedene Einstellung vorfindet — nicht nur in bezug auf die Beurteilung, sondern auch in bezug auf sein Der-Zweite-sein. Auch ist bei sog. Simultanvergleichen nicht zu leugnen, daß während und nach der Darbietung der Reize ein Hin und Her, ein Alternieren der Einstellung den Zeitfaktor wieder hereinzubringen vermag. Ja es kann unter gewissen Versuchsbedingungen eine objektive Sukzession zweier Reize in der umgekehrten Zeitfolge wahrgenommen werden und es erschließt sich hier ein den geometrisch-optischen Täuschungen analoges Gebiet der Zeittäuschungen. Andererseits vermag die Zeitgestalt (Rhythmus u. dgl.) den Empfindungsinhalt eines Eindruckes wesentlich zu beeinflussen. Wenn ich nun in der Sinnesphysiologie zwei Eindrücke zu vergleichen habe, muß ich dann nicht jedesmal fragen, in welcher Weise diese Eindrücke etwa mitbestimmt sind durch die besonderen physiologischen Gesetze des Zeitsinnes, da sie mir doch in einer ganz bestimmten zeitlichen Ordnung oder Gestalt gegeben sind? Es ist, soviel ich übersehe, nicht abzusehen, was hieraus für die Methode des Vergleichens eigentlich folgt. Aber es ist interessant genug, sich hier prinzipiell darüber klar zu werden, daß das sogenannte Vergleichen zweier Wahrnehmungen sehr verschiedenes bedeuten kann. Einmal kann es sein das Wahrnehmen eines Unterschiedes (z. B. zweier angrenzender Farben). Hier ist das Vergleichen selbst eine Wahrnehmung, Ferner kann es sein ein Hin- und Hergehen zwischen Wahrnehmung und Vorstellung, oder nur zwischen Vorstellungen. Hier erhebt sich die Frage, ob man den Akt des Vergleichens als eine vorstellungsmäßige Abart des Wahrnehmens eines Unterschiedes auffassen will oder grundsätzlich anders. Immer aber geraten wir in die Dialektik, daß Zeit einmal als die Form, in der und vermöge welcher wir Gegenstände geordnet wahrnehmen, genommen wird, und daß zweitens die Zeit *selbst* als eine Größe wahrnehmen und beurteilen. Wahrnehmungen in der Zeit und Wahrnehmungen der Zeit sind ebenso verschieden wie die Dinge im mathematischen Raum und Wahrnehmungen von Räumen. Alles beim Raum Gesagte gilt auch hier. Ebensowenig wie wir die Intensität oder die Größe einer Wahrnehmung (z. B. eines Farbflecks) messen können, ebenso können wir auch die Dauer eines Eindruckes einer Zeit nicht messen oder die Ordnung der Zeitstellen in einem Erlebnis objektiv festlegen. Zeitordnungen und -längen sind immer nur nach dem Modus der Physik durch ein mathematisches System objektivierbar; aber gerade für die Wahrnehmung der Zeiten ist dies außer dem Bereich, eben weil die wahrgenommene Zeit nicht die objektive Zeit ist. Jene ist ein Gegenstand unseres Wahrnehmens, diese ist eine begriffliche Funktion physikalisch-objektiver Ordnungen, welche, ganz ebenso wie die räumlichen, methodisch vom Koinzidenzerlebnis ausgehend aus ihm nicht mehr entnimmt als eben die Koinzidenz.

Überblicken wir aber das für Raum und Zeit Gesagte im Zusammenhang, dann ergibt sich für die *Wahrnehmungen* von Räumen und von Zeiten, daß diese Wahrnehmungen selbst nicht mehr Gegenstand einer solchen Bearbeitung durch den objektiven Verstand unterworfen werden können, wie dies in den Naturwissenschaften nach dem Vorbild der Physik sonst gefordert werden muß. Man kann also die Wahrnehmung in einem solchen Sinne überhaupt nicht als einen objektiven Gegenstand auffassen und sie ist in diesem Sinne und aus diesem Grunde auch nicht ein *identischer* Gegenstand, sondern ein *einmaliges* Ereignis. Mit dieser Feststellung sind wir aber an die Schwelle einiger Probleme gelangt, welche nur im Zusammenhang des folgenden abschließenden Abschnittes dargelegt werden können.

VIII. Die Sinneslehre als Aufgabe der Biologie.

Der Inhalt der letztvorhergehenden Abschnitte läßt die Frage berechtigt erscheinen, ob wir es hier noch mit den Prolegomena zu der Physiologie der Sinnesorgane zu tun haben, oder ob der Umfang und die Art der Probleme nicht eine eigene, und der speziellen Sinnesphysiologie am besten nicht vorangehende, sondern nachfolgende Wissenschaft notwendig mache. Der rein physiologisch Orientierte wird es jedenfalls höchst wünschenswert finden, durch die Arbeit anderer von den erkenntnistheoretischen und überhaupt grenzwissenschaftlichen Schwierigkeiten und Zweifeln entlastet zu werden. Soweit nun dieser Wunsch sich auf erkenntnistheoretische Fragen bezieht, ist er sehr berechtigt und auch erfüllbar. Die Erfahrung lehrt, daß Experimentierkunst und Naturbeobachtung Vorzügliches leisten können, auch wenn ein Forscher in erkenntnistheoretischer Hinsicht unwissend, ja von absurden Ansichten beherrscht ist. Dagegen muß eine gewisse Vertrautheit mit der Psychologie hier ebenso verlangt werden, wie in der Lehre vom Stoffwechsel Kenntnis der Chemie, beim Kreislauf Kenntnis der Physik — obwohl angesichts der tatsächlichen Uneinigkeit im Lager der Psychologie diese Aufgabe viel schwieriger ist. Wichtiger noch als dies aber ist, daß die Sinnesphysiologie nicht etwa nur an die Psychologie „angrenzt", diese aber wieder an Philosophie, Phänomenologie oder Logik „angrenzt", daß vielmehr hier gegenwärtig eine Umformung in den Grundlagen dieser Wissenschaften stattfindet, welche die Grenzen oft aufzuheben scheint und zu einer neuen Einheit der Wissenschaften hintreibt, in der man jene alten Unterscheidungen am liebsten fallen lassen oder doch in völlig anderem Sinne treffen möchte. Das neue Bestreben, die völlige Einheit aller Wissenschaften wieder herzustellen, ist zwar weniger an greifbaren Ergebnissen, wie Encyklopädien oder sonst kodifizierten Systemen abzulesen, aber es hat in der Arbeitsweise und Art der Gedankenbildung und Forschung einzelner doch eine sichtbare und bewußte persönliche Vertretung gefunden. In diesem Sinne soll auch die sonst nicht immer motiviert erscheinende Ausdehnung der vorhergehenden und ebenso der folgenden abschließenden Betrachtung verstanden werden. Nicht davon freilich geht sie aus, daß die Wissenschaft das Ganze umspannen und begreifen könne oder solle, sondern davon, daß die volle Wahrheit nur beim göttlichen Ganzen sein kann, wogegen die Wissenschaft einen immer stückhaften unvollkommenen und dabei nur durch den Abglanz des Ganzen überhaupt möglichen und vorhandenen Versuch darstellt. Sie kann auch nicht einmal ein Versuch zur Totalität sein, wohl aber ein Versuch zur Teilwahrheit. Daß nun die Wahrheit der Wissenschaft *immer* nur eine bedingte, abhängige und unvollkommene ist, dies ganz grundsätzlich auszusprechen und anzuerkennen ist an dieser Stelle notwendig, weil die Frage nach der Wahrheit der Sinne geradezu ein Thema der Sinneslehren geworden ist. Man kann diese Wissenschaft und ihr Werden in neuerer Zeit niemals verstehen, wenn man übersieht, daß den meisten das sog. Gesetz der spezifischen Sinnesenergie die Wahrheit der Sinneseindrücke einzuschränken und damit ein in der Geschichte der Wissenschaften von jeher aufgetauchtes Mißtrauen gegen die Sinne neu zu bestätigen schien. Damit wird sozusagen ein unmittelbares menschliches Interesse berührt. Viele können und wollen nicht glauben, daß die Bäume nicht grün seien, sondern nur ein Gehirnprozeß das Grüne vorspiegle, wie es jene Lehre behaupte. Der Widerspruch zwischen ihr und dem natürlichen *Leben*, in dem Gelehrte und Nicht-Gelehrte sich gleichmäßig nach solchen Behauptungen niemals richten, sondern der Wahrheit der Sinne trauen, scheint unlösbar. Niemals auch konnte die Theorie *erklären*, warum wir die Gegenstände grün sehen. Hering betonte mit Recht gerade dieses und bestritt mit Recht, daß

wir grüne Empfindungen hätten. Die Empfindungen sind nicht grün, sondern die Bäume sehen wir grün.

Und doch läßt sich dieser Widerspruch klären, sobald wir einsehen, daß eine wissenschaftliche Theorie niemals die Wirklichkeiten in unserem *Leben* erklärt, sondern daß unser Leben die Voraussetzung einer wissenschaftlichen Theorie ist und diese also von lebenden Wesen hervorgebracht wird. Eine z. B. kausale Theorie entsteht, wenn wir mittels des Verstandes die Wirklichkeit in bestimmter Weise anschauen und verarbeiten, ebenso wie wir sie im Experiment in bestimmter Weise zurichten, anordnen, leiten. So entsteht aus dem Leben und im Leben eine besondere Form des Lebens, eben die des experimentierenden und die des theoretisierenden Menschen. Die Form, welche die Wissenschaften hier wählen, wird auch die objektive genannt. Aber die objektive Wirklichkeit ist weder die einzige, noch die ursprüngliche der Wirklichkeiten. Sie ist dasjenige an der Wirklichkeit, welches notwendig verläuft, also ein ganz Spezielles. Es kann nur im einzelnen dargestellt werden, nicht im Ganzen. Nicht-objektive Wirklichkeiten verlieren dadurch, daß es auch objektive gibt, nichts an ihrer Realität. Die Natur der Dinge ist so mannigfaltig, daß wir sie erfahren können durch Sehen und Hören, aber auch durch Experimentieren und Denken. *Wir* ändern uns, wenn wir vom einen zum andern übergehen und damit auch andere, neue Dinge gewahr werden. Nichts berechtigt uns aber die Art und Weise der theoretischen Wissenschaft für wahrer als die der experimentierenden, diese wieder für wahrer als das bloße Schauen und Wahrnehmen mit den Sinnen zu halten. Trotzdem haben wir nicht immer und überall recht, trotzdem gibt es Irrtümer, Täuschungen. Dies geschieht vor allem dort, wo ich die verschiedenen Arten des Erkennens vermische, wo ich aus der einen Sphäre in eine andere übergehe ohne gewisse Pflichten der Erkenntnismethode zu beobachten.

Meine Sehwelt und anderen Sinneswelten sind also nicht unwirklicher als meine objektive Verstandeswelt. Es ist aber ganz sinnlos meine Sehwelt umzudeuten und zu sagen, sie sei „nur" meine Vorstellung, „nur" mein subjektiver Bewußtseinsinhalt, „nur" eine Empfindung und Wahrnehmung in meiner Seele. In dem Augenblick, wo ich mich so ausdrücke habe ich alle die Wirklichkeiten die ich sinnlich wahrnehme verfälscht und zu etwas wesensmäßig anderem gemacht: zu Stücken oder Inhalten einer Seele. Nenne ich sie dabei zugleich subjektiv und meine damit noch etwas anderes als etwas Seelisches (das ja auch objektiv sein kann), nämlich einen Gegensatz zu objektiv, so bringe ich noch eine zweite Fälschung an, indem ja dem Baum oder Berg, die ich sehe und so wie ich sie sehe, irgend etwas Subjektives, Ichhaftes zunächst gar nicht anhaftet. Mein Ich aber, wie sollte es dazu kommen die Welt der Dinge um mich herum verschlucken zu wollen, eine völlig ungehörige Usurpierung.

Nur eines ist richtig bei dem Gegensatz z. B. zu den objektiven, also nicht gesehenen sondern berechneten Planetenbewegungen: daß die Welt der Bäume und Berge vor meinen Augen von mir gesehen wird, also von einer menschlichen Person. Ist sie darum nicht so wie ich sie sehe? Sie ist doch darum nicht etwa anders als ich sie sehe, weil ich lerne, daß die Experimentalphysik zur Annahme der Wellennatur des Lichtes geführt wurde. Denn als ich die Bäume sah, da sah ich ja die Bäume, und durchaus nicht „Licht", d. h. die gesetzmäßigen Beziehungen zwischen Strahlungen bestimmter Art. Auch der Umstand, daß ein anderer Mensch, etwa ein Farbenblinder dieselben Dinge anders sieht als ich, beweist ja nicht, daß einer von beiden oder daß beide Unrecht haben über die Dinge, sondern jeder hat Recht, denn jeder sieht etwas Richtiges von den Dingen, aber niemals alles; die Dinge sind eben reich an Eigenschaften, und in den Dingen die wir sehen, stecken noch andere Dinge die wir nicht sehen, und ihren Reichtum

vermögen wir auf keine Weise auszuschöpfen, vor allem nicht auf eine bestimmte Weise, wie die der Sinne oder die der objektiven Wissenschaft. Freilich, wer glaubt, daß alle Welt und Wissenschaft *eine* Uniform anhaben, kann nicht zugeben, daß nicht immer dasselbe gilt, daß im Wahrnehmen mit den Sinnen nicht das wahr sein kann, was im abstrahierenden Verstand wahr ist und umgekehrt. Aber weder ist die Welt uniform noch ist das Ich in dem Sinne immer dasselbe, daß ihm nur die eine nämliche, die verstandes-objektive Erkenntnis die Wahrheit näher bringen könnte[1]).

Wenden wir dies auf die Bedeutung der spezifischen Sinnesenergie an, so ergibt sich sogleich, daß dieses berühmte Prinzip ja nur besagt, man könne Lichterscheinungen auch durch andere Kräfte als Licht erzeugen und so evtl. den *Verstand* täuschen, der gewohnt war zu schließen, daß da wo wir etwas sehen auch Licht (d. h. physikalisches Licht) sei. Die Einsicht, daß dies möglich ist, hat allerdings höchste Bedeutung ebenso wie die Kenntnis der Umstände und Gründe, wie es möglich ist. Aber aus ihr folgt ja nicht, daß eine Täuschung auch dann vorliegt, wenn ich eine sog. adäquate Reizung der Sinne habe. Joh. Müller gab freilich seinen Thesen eine Form, in der die Herrschaft des mechanischen Weltbildes schon so stark ist, daß auch er eine andere Natur als die aus „Erzitterungen" im Raum bestehende nicht mehr für real gelten zu lassen scheint. Und es ist für den hier vorgetragenen Standpunkt eine große Schwierigkeit, daß dieses rein denkmäßige Identifizieren des physikalischen Weltbildes mit der Wirklichkeit schlechthin durch Bildung und Gewohnheit sich selbst im Laien so tief festgesetzt hat, daß er der Sprache der Sinne, der Sprache des natürlichen Alltags nicht mehr zu trauen wagt. Trotzdem ist die ungeheure und durch nichts gerechtfertigte Einseitigkeit dieses Wirklichkeitsbegriffes im Schwinden und sie wird weichen müssen einer Auffassung die auch den Sinnen gibt was ihnen gehört. Sind aber sinnliches Verhalten und verstandesobjektives Verhalten zwei nebeneinander stehende und in ihrem (möglichen) Wahrheitsgrad gleichgeordnete Verhaltungsweisen des Menschen, dann betreffen die im Gesetz der spezifischen Sinnesenergien ausgesprochenen Sätze nicht im geringsten den Wahrheitsgrad der Sinnlichkeit, sondern sie entdecken den Grund der Nichtübereinstimmung in den Feststellungen der objektiven Naturwissenschaft mit den Feststellungen der bloßen Sinnlichkeit: der Grund ist ein Geschehen in den lebendigen Wesen, welches, selbständig in gewissen Grenzen, von den physikalischen Vorgängen nur angeregt, gereizt wird. Das Prinzip der spezifischen Sinnesenergie erklärt also einen (scheinbaren) Widerspruch, der überhaupt nur entsteht, wenn wir das sinnliche Wahrnehmen vom verstandesobjektiven Erkennen nicht trennen, sondern eine Übereinstimmung beider postulieren. So kommt es übrigens, daß gerade die Behauptung vom Trug der Sinne schlechthin längst vor aller Sinnesphysiologie aufgestellt wurde; Joh. Müllers Erkenntnisse haben diese Behauptung aber nicht bestätigt sondern ihre Überwindung herbeigeführt. Die Sinne trügen nämlich dann, wenn sie so genommen werden als könnten sie das leisten was die objektiv denkende Physik leistet. Aber sie trügen nicht, wenn sie das leisten sollen, was sie können: Biologisches, d. h. Wahrnehmungen der Welt, in der wir leben (nicht: in der wir als Physiker sind).

Das Ergebnis ist, daß eine erkenntnistheoretische Deutung des Gesetzes der spezifischen Sinnesenergien nicht zulässig ist. Vielmehr drückt es eine Reihe von experimentellen Befunden aus, die alle Bestandteil objektiver Naturwissenschaft sind: vor allem, daß sehr ähnliche Sinneserscheinungen durch verschiedene objektive physikalische Reize auslösbar sind und daß dies auf der Ähnlichkeit der Organprozesse beruhe. Daraus folgt nur, daß man, um gute Physik treiben zu können,

[1]) Vgl. E. Landmann: Transzendenz des Erkennens. Bondi 1923.

sich der inadäquaten Reize womöglich enthalten sollte, wiewohl auch dies denkbar ist, wenn wir nur *wissen*, welcher Reiz vorhanden ist. Über eine Verfälschung der Umwelt durch die Sinne sagt das Gesetz überhaupt nichts, und es ist auch nicht statthaft die Wahrnehmungen oder bestimmte Inhalte der Wahrnehmungen wie die Empfindungsqualitäten als Täuschungen zu bezeichnen. Insbesondere ist auch die *Vorzugstellung* der *räumlichen* und *zeitlichen* Bestimmungen, der zufolge sie wenigstens relativ objektiv gegenüber den bloß subjektiven Empfindungen gelten, durchaus unzulässig. Ein solcher Vorrang ist aus dem Gesetz der sp. S. ebensowenig ableitbar wie alle anderen erkenntniskritischen Annahmen. Die Vorzugstellung der „primären Qualitäten" Raum und Zeit ist kein Ergebnis der Sinnesphysiologie, sondern ein Erbteil der rationalistischen Philosophie, in der sie übrigens mit sehr ungleicher Entschiedenheit verteidigt, ja öfters ganz bestritten wurde.

Es kann nicht die Aufgabe hier sein, den philosophischen Rationalismus und Idealismus als die eigentliche Voraussetzung dafür aufzuzeigen, daß der Primat der Quantität gegenüber der Qualität, der ja im Interesse der exakten Naturwissenschaften lag, darüber hinaus auch philosophisch legitimiert wurde[1]). Es muß hier genügen, daß die Biologie, welche zu den exakten Wissenschaften nicht gehört, auch ein solches Vorrecht der quantitativen Methode nicht kennt. Ja, sie wird völlig unverständlich, wenn man davon ausgeht, ihre Aufgabe sei keine andere als die der Physik oder Chemie, deren Aufgaben sie unter ungeheur erschwerten Bedingungen noch ein zweites Mal zu lösen hätte. Seit es eine Biologie gibt, entstehen auch die Versuche, die ihr eigentümlichen Gegenstände und Aufgaben zu charakterisieren und denen der nichtbiologischen Naturwissenschaften gegenüberzustellen. Der Einfluß dieser letzteren und der mit ihnen so eng verbundenen Philosophie aber bewirkte, daß man solche Versuche doch immer wieder irgendwie im Geiste der mathematischen und physikalischen Ideale durchführte. Waren früher vor allem Annahmen einer besonderen Lebenskraft — also doch wieder einer Analogie zum Kraftbegriff der Physik — an der Tagesordnung, so sind die neueren Versuche eines Vitalismus mehr davon ausgegangen, man müsse das Problem von den logischen Formen der Erkenntnis aus, also kategorial lösen. Dabei griff man mit Vorliebe zu Kants Kategorie der Wechselwirkung oder einer Fortbildung derselben (Kategorie der Ganzheit; Driesch) also auch wieder zu einer innerhalb dieser Form des Rationalismus gebildeten Analogie. Dabei scheint man aber nicht bemerkt zu haben, daß man über die Schranken, die der Gebrauch des ganzen Begriffssystems auferlegt, niemals hinweg kam, und daß dieses ganze System ein für den Gegenstand der Biologie ungenügend angepaßtes, ja unangemessenes sein könnte. Nicht daran lag die Schwierigkeit, daß man die richtige Kategorie der Biologie noch nicht hatte, sondern daß man überhaupt Kategorien hatte und suchte. Um dies näher zu erläutern, können wir unmittelbar auf die vorhergehenden Abschnitte verweisen und daran erinnern, daß die Untauglichkeit der Kategorien, wie sie etwa schon die Tafel Kants enthält, für die gestellte Aufgabe Schritt für Schritt hervortrat.

Zwei Hauptaufgaben können dort unterschieden werden. Die erste bezieht sich darauf, den Reiz und Erregungsprozeß in *Beziehung* zu setzen mit dem Inhalt unseres Wahrnehmens. Wir können dies zusammenfassend als das *Korrelationsproblem* bezeichnen. Die zweite besteht darin, die Inhalte unserer Wahrnehmungen zu *ordnen* und zu bestimmen, sei es unter Benutzung anatomischer, physiologischer, psychologischer, phänomenologischer, logischer Gesichtspunkte oder welche

[1]) Vgl. z. B. Cassirer: Das Erkenntnisproblem in der Philosophie und Wissenschaft der neueren Zeit. 2 Bde. Berlin 1907.

immer es seien und tauglich gefunden werden. Dies können wir kurz als das *Ordnungsproblem* bezeichnen.

Beim *Korrelationsproblem* scheitert die Behandlung gemäß einer der klassischen Kategorien ganz offenbar daran, daß der Vergleich von Reiz und Empfindung, ihre Verknüpfung unter einem Kausal- oder Parallelprinzip nur gelänge, wenn die Empfindung in gleicher Weise Objekt werden könnte wie der Reiz oder der nervöse Erregungsvorgang. Wir sahen aber soeben, daß jeder Versuch sinnliche Wahrnehmungen zu psychisieren eine Verfälschung mit sich bringt: es besteht nun einmal kein Recht, die „Empfindungen" grün zu nennen, es ist und bleibt eine Empfindung ein *Akt der Transzendenz*. Ein Reiz ist etwas, aber eine Empfindung ist nie ein Etwas, sondern sie ist und bleibt nun einmal Empfindung *von* etwas; wir *haben durch* sie etwas, aber eben darum ist sie nicht etwas. Man kann dies auch so ausdrücken, daß jede Empfindung eine Wahrnehmung sei, daß es also Empfindungen überhaupt nicht „gibt", weil es auch keine Wahrnehmungen „gibt", sondern durch die Wahrnehmung Etwas gegeben wird. Dies ist zutreffend; nur muß man sich gegenwärtig halten, daß die Wahrnehmungen von vielen genau so illegitim wie die Empfindungen zu Etwas gestempelt, psychisiert worden sind. Wir halten es also für unzulässig von Empfindungen und Wahrnehmungen so zu sprechen, wie man von Äpfeln und Birnen spricht; eine derartige Psychologie ist heute unhaltbar geworden. Was z. T. früher schon im einzelnen kritisiert und abgelehnt wurde: die messende Psychophysik (exakte Wissenschaft von den Beziehungen *zwischen* Leib und Seele), die physiologische Psychologie (exakte Wissenschaft von der *Seele*, sofern sie durch somatische Vorgänge bedingt ist), die physiologische Theorie der Sinne (exakte Erklärungen des *physiologischen* Geschehens, sofern es den Sinnes*wahrnehmungen* dient) — alle diese können wir jetzt deduktiv als unlösbare und falsch gestellte Aufgaben verstehen. Denn jede dieser drei Unternehmungen wird der Tatsache nicht gerecht, daß Empfindungen und Wahrnehmungen nicht objektivierbar sind und daher auch keiner irgendwie gearteten Korrelationstheorie zugrunde gelegt werden können. Denn das wodurch mir die Objekte gegeben werden, kann niemals selbst Objekt sein.

Am auffallendsten mag hier erscheinen, daß auch nicht einmal eine Theorie der Sinne im physiologischen Sinne zugestanden wird. Man kann eine Theorie der Zersetzung des Sehpurpurs aufstellen, aber dann treibt man physiologische Theorie des Auges. Eine Theorie des Sinnes wäre, wenn man zu erklären unternähme, warum bei einem bestimmten derartigen Vorgang die Empfindung von etwas Grünem eintritt: dies eben ist nicht möglich, denn die betreffende chemische Zersetzung ist ein Vorgang, die *Empfindung* des Grünen ist aber kein Vorgang, vielmehr ist sie die *Wahrnehmung* eines solchen: nämlich des Auftauchens von Grün an einer bestimmten Stelle meiner Umwelt, und zwar derjenigen die mir durch meinen Sinn gegeben ist[1]).

Wenn also eine (erklärende) Theorie von den Sinnesorganen als völlig möglich und berechtigterweise vorhanden anerkannt wird, so ist eine Theorie der Sinneswahrnehmung ebenso entschieden abzulehnen. Ganz besonders muß dies von den räumlichen und zeitlichen Bestimmungen gesagt werden. Über Lotze noch hinausgehend ist es als unzulässig zu erklären, wenn die räumlichen Verhältnisse des Wahrgenommenen zurückgeführt werden auf „objektive" Raumverhältnisse, weil das *Objektive* an den äußeren Dingen (seien es nun Gegenstände der Umwelt oder ihre Abbilder in physiologischen Erregungszuständen der Sinnesflächen usw.) zwar vielfach nur räumlich vorgestellt werden kann, vielfach aber auch zwar als

[1]) Der Terminus „durch" darf selbstverständlich nicht als verkappter Kausalbegriff gedacht werden, sondern er soll das Gesagte (die Nichtobjektivierbarkeit des Aktes der Transzendenz) nur kurz ausdrücken.

„räumliche" Ordnung gedacht wird, aber trotzdem nicht mehr anschaulich vorgestellt wird. Der Physiker drückt also die sog. räumlichen Objektverhältnisse zuletzt nur noch durch ein System von Symbolen, Gleichungen, mathematischen Beziehungen, Funktionen usw. aus, die zwar ursprünglich einmal von Raumanschauung und -wahrnehmungen ausgingen, zu deren Vollzug diese letzteren aber oft ganz entbehrlich geworden sind. Man kann sich (nur scheinbar paradox) so ausdrücken, daß der objektive Raum gar kein Raum ist, also mit dem Wahrnehmungsraum auch keine anschauliche Verwandtschaft oder Ähnlichkeit zu besitzen braucht. Beide hängen miteinander nicht geometrisch, sondern logisch-genetisch zusammen, insofern als die Physik mit Wahrnehmungen anhebt und zu Konstruktionen fortschreitet. Hierfür ist nun wichtig, daß die Physik nach dem Urteil ihrer eigenen Vertreter unter den Wahrnehmungen im Grunde nur die *Koinzidenzerlebnisse* benutzt [Einstein[1])], also das Figürliche, das Gestaltete *als solches* gar nicht braucht. Wir müssen daher auch den Versuch Köhlers, die physischen Gestalten mit den Wahrnehmungsgestalten durch eine Korrelationstheorie zu verbinden, nur als eine Auffrischung der älteren parallelistischen Theorien betrachten, gegen welche die sämtlichen hier genannten Bedenken genau so zu erheben sind. Ich glaube, daß die physischen Gestalten Köhlers gar nichts anderes sind als eben auch Wahrnehmungsgestalten, bzw. aus dem Stoff oder der Sphäre des Wahrnehmungs- und Vorstellungslebens genommene Gestalten. Sie mit den Wahrnehmungen vergleichen, heißt also im Grunde nur Wahrnehmungen mit Wahrnehmungen vergleichen, und die Ziele der Physik und das, was in der Physik zur Objektivität führt, ist ja nicht die „physische Gestalt", sondern eine denkprozeßmäßige Ableitung von Gesetzen, die an Gestalten demonstriert, nicht durch sie realisiert werden können.

Eine Korrelationstheorie ist demnach in keinem Sinne annehmbar. Aber wo keine *Theorie* möglich ist, da kann doch immer eine Wissenschaft, eine Einsicht in das Wesen und eine zur Lehre gewordene Erfahrung möglich sein. So wie Goethe seine Versuche nicht als einzelne, sondern nur als mannigfaltige Vielheit bewertet wissen und aus ihnen nicht eine Theorie sondern ein Urphänomen als eine Art höhere Erfahrung ableiten wollte, so und nicht anders dürfen wir, wie ich glaube, uns die Summe der sinnesbiologischen Forschungen und ein Prinzip wie das der spezifischen Energie vorstellen. Es ist ein Urphänomen, so kann man sagen, daß *die* Wirklichkeit, *die* Natur, welche wir die sinnliche nennen, eben durch den Gebrauch der Sinnesorgane erfaßbar ist, daß also etwas *da* ist, was diese Organe zu zeigen vermögen. Es ist dann eine Tautologie, daß das, was diese Organe nicht zeigen, eben auch da ist, ohne daß man es doch sinnlich wahrnehmen könnte. Aber es ist absurd zu sagen, das was wir sehen oder tasten sei nur infolge der Sinne da und daher eigentlich überhaupt nicht da, jedenfalls nicht dort und nicht so, wie es uns erscheine. Eine solche Ausdrucksweise ist jedenfalls für jede andere, etwa die objektiv-verständige Erkenntnis ebenso unzutreffend, denn man kann ebensowenig sagen, daß das, was ich mit dem Verstande erschließe und denke (z. B. die Rückseite des Mondes), nur durch den Verstand da sei, also eigentlich gar nicht da sei. Niemals ist dies etwa die Meinung Kants gewesen. Alle derartige, durch den Begriff des Dings an sich, das unerkennbar sein soll, hervorgerufene Ausdrucksweise wird zur wahren Verführung, wenn sie den weiteren Schluß zur Folge hat, daß, weil die Dinge ja doch nicht wirklich erkennbar sind, sie „also" von uns selbst hervorgebracht würden. Wer dies für die sinnliche Qualität zuläßt, wird es schließlich auch für die raumzeitlichen Ordnungen nicht bestreiten können, womit denn der „Herr der Schöpfung" in seiner Glorie endgültig hervortritt.

[1]) Gerhards: Naturwissenschaften X, 423, 446. 1922. — Schlick: z. B. Raum und Zeit in der gegenwärtigen Physik. 1919.

Zu ähnlichen Folgerungen gelangten wir beim *Ordnungsproblem*. Der Versuch, die „psychische Reihe", die Mannigfaltigkeit der Empfindungen und Wahrnehmungen mit denselben Denkmitteln zu beherrschen wie die physische Natur, ist völlig gescheitert. Die Kategorien der Intensität, Quantität, Größe, die der räumlichen und der zeitlichen Ordnungen haben sich Schritt für Schritt als nicht anwendbar auf psychisches Material erwiesen, und es ist nicht ohne Interesse, dies an Hand der Tafel Kants sich im einzelnen klarzumachen. Wenn wir aber jetzt diesen Mißerfolg dahin formulieren, daß sich die klassischen Kategorien als eine unangemessene Denkform für die Ergreifung des Psychischen erweisen, so müssen wir den Grund dafür wenigstens anzudeuten suchen. Er liegt offenbar darin, daß die psychischen Vorgänge uns in der Sinnesphysiologie ja eigentlich nur als biologische Verhaltungsweisen interessieren und begegnen und daß das biologische Verhalten kein logisches oder mechanisches ist, folglich auch nicht in den logischen Formen gedacht werden kann.

An dieser Stelle muß es als das große Verdienst der sog. Gestalttheorie bezeichnet werden, daß sie für die Sinnesphysiologie der Gewohnheit entgegentritt, das, was man physiologisch nicht versteht, mit psychologischen Begriffen zu erklären. Dieses vor allem Helmholtz zur Last gelegte und schon immer von v. Kries und Hering gleichmäßig abgelehnte Verfahren soll nun durch etwas Positives ersetzt werden, nämlich die Theorie besonderer Gestalt- oder Ganzheitsfunktionen. Es sind Leistungen der physiologischen Substanzen, deren Eigenart ist, nur als ein Ganzes zu reagieren und jeden Einzelvorgang durch einen Gesamtvorgang zu determinieren. Man kann nicht sagen, daß diese Theorie im eigentlichen Sinne und direkt beweisbar sei; ihre Argumentierung ist vielmehr die negative: Erscheinungen zu zeigen, welche durch die Elementar- oder Komplextheorie unverständlich bleiben. Hier kann das schon heute erdrückende Material kaum mehr überboten werden. Die noch ungelöste Aufgabe aber ist, diese Dispositionen, Zustände, Leistungen des *Ganzen* nun auch näher zu charakterisieren, zu ordnen, zu individualisieren. Da sie nicht synthetisch aus der Summe der Teilvorgänge aufzubauen sind, so müssen sie als Ganzes irgendwie nennbar, deutbar, erfaßbar sein, sollen sie nicht jedesmal als ein Unbegreifliches hingenommen werden. Was sich hier darbietet, ist wiederum ein psychologischer Erfahrungsinhalt, der aber nun, so wenig wie der physiologische, elementar und bausteinhaft, atomistisch, komplexmäßig sein kann, sondern jedesmal ein einheitliches Gesamterlebnis, eine geschlossene Gesamthaltung zu einem Gegenstand sein muß. Mit anderen Worten, wir stehen wieder bei der *Phänomenologie* als der Wissenschaft, welche einer Gestaltphysiologie ebenso zu entsprechen scheint wie die Assoziationspsychologie der Elementenphysiologie.

Indes liegt hier doch eine entscheidende Differenz vor. Während die Assoziationspsychologie durch eine der Korrelationshypothesen (kausal- oder parallelpsychophysischer Art) mit der Physiologie verbunden zu werden pflegte, wäre ein analoger Versuch bei der Phänomenologie verfehlt. Als der eigentliche physiologische Kern der Gestalttheorie stellt sich nämlich immer wieder der heraus, daß wir den in einem bestimmten Moment ins Auge gefaßten Einzelvorgang zwar unvermeidlich isoliert betrachten müssen, um ihn nur überhaupt analysieren zu können, daß aber dabei das Absehen von anderen mehr oder weniger benachbarten, ja sehr entfernten Teilen der Substanz ein künstliches ist. Ob man diese entfernteren Bedingungen mit v. Kries als *akzessorische* bezeichnet und also gewissermaßen in eine zweite Linie stellt, oder ob man sie alle zusammen als Gestalt bezeichnet und ihre *Totalität* als das den Einzelvorgang Determinierende an die Spitze stellt — das macht für die Analyse, die nun einmal das Ganze nicht überschaut, sondern zerpflückt, so sehr viel nicht aus. Auch bleibt es bei den Erörte-

rungen über Gestaltfunktionen ja doch immer wieder eine gewisse Willkür, wo ich die Grenze setzen will für das, was man das Ganze zu nennen pflegt. Ist eine Retina, ist eine Tasthand ein solches Ganzes? Ist das physiologisch Ganze von anatomischen oder von funktionalen Kriterien aus zu bestimmen? Dies bleibt bis zu einem gewissen Grade doch immer beliebig. Wir kommen auf diesen Begriff des Ganzen und seiner Grenzen sogleich zurück und stellen zunächst nur dies fest: Nicht darin liegt der Vorteil einer richtig verstandenen Gestalttheorie, daß sie in die Physiologie der Sinnesorgane ein bisher unbekanntes Agens, wie „das Ganze" oder „die Gestalt" als eine neue Funktion einführte, sondern darin, daß sie mit großem neuen Tatsachenmaterial die anscheinend im Nervensystem ganz unbegrenzte Kooperation *aller* Teile bei *jeder* Leistung aufzeigt; gewissermaßen also darf dies als ein *Prinzip der allgemeinen Synästhesie* aller Sinnesgebiete und Teilsinnesgebiete bezeichnet werden. Danach gäbe es eigentlich gar nicht die Sinne sondern nur eine Sinnlichkeit, einen Sinn. Die andere Seite aber, nämlich das Zum-Ausdruck-Kommen dieses allgemeinen Zusammenhanges in der Bestimmtheit von Gestalten der Wahrnehmung folgt aus einem solchen Prinzip der allgemeinen Synästhesie noch keineswegs. Die verbreitete aber ganz unerwiesene Anschauung, daß überhaupt nur ein Teil der nervösen Vorgänge „zum Bewußtsein komme" wurde schon früher zurückgewiesen. Wenn wir jetzt aber einen solchen Synergismus aller an den Sinnesfunktionen beteiligten Teile annehmen, dann kommt dieses Problem des nur partiellen Bewußtwerdens gewissermaßen von selbst in Wegfall, weil eben jeder Teilvorgang von allen anderen Teilvorgängen mit determiniert ist, also insofern das Ganze sogar repräsentiert. Nur in diesem Sinne ist es denn allerdings ein sehr bedeutungsvoller Zusammenhang, wenn wir zugleich mit dem „Prinzip der allgemeinen Synästhesie" darauf aufmerksam werden, daß auch die Phänomenologie uns lehren kann, die sinnlichen Eindrücke seien wesentlich immer etwas Einheitliches und Gestaltetes[1]). Man kann aber hier nicht von einer neuen Art von Korrelationstheorie zwischen Physiologischem und Psychischem sprechen, weil die Gesamtheit der physiologischen Vorgänge, d. h. ihre Totalität in der Wahrnehmung gar nicht zum Ausdruck kommt; sondern im Gegenteil: wollte man die unendliche Mannigfaltigkeit des Physiologischen denn doch mit der Wahrnehmung vergleichen, so zeigt gerade der sinnliche Eindruck ein vollkommenes Fehlen einer Totalität und statt dessen die Einfachheit und Überwindung der Mannigfaltigkeit in einer Gestalt. Hier zeigt sich, daß der Ausdruck „das Ganze" in der physiologischen und der phänomenologischen Anwendung völlig Verschiedenes zu bedeuten hat, aber leider zur Annahme einer Ähnlichkeit oder Parallelität verführt hat. Für die Untersuchung der physiologischen Prozesse, die immer rational und analytisch bleiben muß, hat der Ausdruck des Ganzen eben keine andere Bedeutung als die Summe oder Totalität aller Teile; etwas „Überadditives" kommt hier gar nicht in Betracht. Sprechen wir dagegen von der Ganzheit eines Figureneindruckes, einer Personenwahrnehmung u. dgl. m., so meinen wir nicht, daß *dieses* Ganze etwas lückenlos Vollständiges sei, sondern, daß es die Eigenart besitze, ein individuelles Ding, ein Etwas, ein charakteristischer, wiedererkennbarer, in den Zusammenhang der Welt bedeutungsvoll einordenbarer Gegenstand zu sein. Ein solcher wird, wollte ich ihn analytisch als ein additives Ganzes betrachten, im gleichen Augenblick Gegenstand der objektiven Wissenschaft werden und alle Merkmale der Gestalt verlieren und genau so geht es einem Netzhautbild, einem Gehirnvorgang, den ich anstatt ihn sinnlich anzuschauen, als solchen zergliedernd untersuche.

[1]) Von einem phänomenologisch-kritischen Standpunkt aus behandelt das Problem H. Plessner: Die Einheit der Sinne. Bonn 1923.

Physiologische und phänomenologische Ganzheit sind also derart verschieden, daß man nicht hoffen kann auf ihre Verwandtschaft eine neue psychophysische Korrelationstheorie zu gründen. Dies wird noch deutlicher, wenn man einige Eigentümlichkeiten der Wahrnehmungen und besonders der Gestaltwahrnehmungen noch genauer betrachtet. Die Unmöglichkeit Psychisches gehörig zu messen, kategorial zu verarbeiten und so dem physischen Vorgang parallel oder kausal anzugliedern, ist vielfach ganz anders erklärt worden, als es hier geschehen ist. Unter den Psychologen hat z. B. James, indem er die Seele mit einem fließenden Strom verglich, einer vielfach als zutreffend empfundenen Vorstellung Ausdruck gegeben, wonach die Natur des Psychischen so rasch enteilend, zerfließend, verschwimmend sei, daß darum eben keine feste Analyse und Ordnung zu gewinnen sei. In verwandter Weise hat v. Kries die Psychologie als eine Wissenschaft der „unbestimmten Begriffe" aufgefaßt; sie gestattet Vergleichungen, Ähnlichkeiten, Analogien aufzustellen, die aber speziell für das Sinnliche nicht weiter führen als zur Aufstellung von „sinnlichen Gesamtbegriffen", die als „synchytische" nur einen kollektiven, keinen erklärenden Wert haben. So ist für ihn von den psychologischen Ausgangspunkten für die Sinneslehre überhaupt nicht allzuviel zu erwarten. Indes muß hier darauf hingewiesen werden, daß sich heute auch eine scharf entgegengesetzte Richtung entwickelt hat, welche ein solch unbestimmtes oder zerfließendes Wesen nicht anerkennt und den Fehler lediglich bei der Psychologie selbst sucht, die ihre Anfänge eben noch gar nicht überschritten habe. Z. B. sei hier auf den fast als Kolumbusei anmutenden Versuch von W. Haas[1]) aufmerksam gemacht, die Anwendbarkeit des Dingbegriffes in der psychischen Welt zu begründen und die psychische Dingwelt als eine der physischen an Objektivität nicht nachstehende zu erweisen. Empfindungen und Vorstellungen sind hier keineswegs psychische Dinge, sondern lediglich Modi, Eigenschaften der psychischen Materie. Diese Lehre befreit also die Empfindungen usw. von der Belastung, diese psychische Materie selbst sein zu müssen. Zugleich erscheint, wenn hier physische und psychische Dingwelt als zwei koordinierte Dingsphären nebeneinander stehen, der Irrtum überwunden, als müßten die Dinge der physischen Welt, um überhaupt erfahren zu werden in die psychische Welt und in *ihre Ordnung* zuerst eintreten. Dieser letzte Schritt geschieht nach Haas erst im besonderen Akte der „Psychisierung"; bis dahin bleibt die Wirkung eines Reizes als Empfindung bloßer Inhalt des allgemeinen Bewußtseins, ist aber damit doch entfernt nicht ein psychisches Ding. — Ein solches Ergebnis ist aber im Hinblick auf die Unmöglichkeit, sinnliche Bewußtseinsinhalte in logisch oder mathematisch bestimmter Weise zu erfassen, doch von Bedeutung. Denn die Welt der Objekte, die nun einmal Gegenstand der Forschung ist, fällt auch im Falle des Psychischen absolut nicht zusammen mit den Empfindungen und Wahrnehmungen; sondern diese sind eben nur ursprüngliches Phänomen, von dem ausgehend wir durch ein wissenschaftliches Reinigungs-, Abstraktions-, Experimentier- und Schlußverfahren langsam zu den objektiven Gegenständen vordringen. In diesem Sinne stehen dann die Empfindungen usw. dem psychischen Gegenstande gleich fern wie dem physischen; *sie* sind dieser psychische Gegenstand genau so wenig wie der physische und im Verhältnis zu diesen beiden sind die Empfindungen eben nur phänomenaler Ausgangspunkt, gegebenes Zeichen. Die „Unbestimmtheit" ist also bloß ein Vergleichswert zwischen diesem Ausgangspunkt und dem rational vollkommeneren wissenschaftlichen Endprodukt, sie haftet nicht am Phänomen als solchem. Der Begriff des Bewußtseins aber wird vollkommen einer spezifischen Verknüpfung gerade mit dem Psychischen entkleidet. Bewußt sind uns nebeneinander Bäume,

[1]) Die psychische Dingwelt. Bonn 1921.

Berge, Sterne, ebenso aber ein Schmerz, eine Liebe, ein Gott. Und *wahrnehmen* kann man ja nicht nur, daß jemand rote Wangen hat, sondern ganz ebenso unmittelbar, daß er sich schämt, lügt, liebt u. dgl.

Nicht die Beschaffenheit des Psychischen schlechtweg, wie v. Kries annimmt, wäre also der Grund bisherigen Mißlingens seiner strengen begrifflichen Erfassung; der Grund des Mißerfolges wäre vielmehr, daß man die ursprünglichen Gegebenheiten wie Empfindung und Vorstellung für das Objekt selbst nahm, statt dieses erst herauszuarbeiten, wie es ja auch die Physik tun muß, die ursprünglich ja ganz ebenso von einem „fließenden" Material, ja von ganz denselben Bewußtseinsinhalten ausgehen mußte. Und es würde also der Kern der Frage nicht in der Fremdheit zwischen der ganzen psychischen Welt und den auf sie anzuwendenden Denkformen zu suchen sein, sondern vielmehr in der Fremdheit zwischen der psychischen Dingwelt und der physischen Dingwelt, die ja in einer Sinneslehre nun gerade aufeinander bezogen werden sollen. *Diese* Aufgabe erwiese sich eben als eine so völlig eigentümliche und von der einer Psychologie und einer Physik (oder Physiologie) so gleichmäßig abweichende, daß in der Tat ein ganz nur ihr gehörendes Erkenntnisproblem auftauchte.

Diese Einsicht in die erkenntnistheoretische Sonderstellung der psychophysischen Beziehungen ist nun gewiß ein wesentlicher Schritt vorwärts. Aber seine Behandlung wird zunächst dadurch so sehr erschwert, daß die Polarität: Sinnlichkeit und Verstand im Sprachgebrauch seit Kant beide Gegensätze umspannt: den zwischen der phänomenalen Ursprungswelt des Gegebenen und dem formenden Geist, aber auch den zwischen der angeblich subjektiveren psychischen und der angeblich objektiveren physischen Welt. Wir können es zu weiterer Klärung daher nicht umgehen, auf die in der Lehre Kants vorliegenden Ausgangspunkte noch einmal zurückzugreifen.

Hier also wurde alle Schwierigkeit in einer ursprünglichen Fremdheit des Denkens gegenüber dem „sinnlichen" Erleben gesucht. Kant überbrückt sie in seiner Lehre vom Schematismus. Erwägt man aber, daß im Grunde vielleicht jedes, mindestens aber jedes erfahrungswissenschaftliche Denken an einer Spannung zwischen ungeistigem Ursprung und geistigem Ziel nicht nur leidet, sondern auf ihr zugleich auch gerade beruht, so kann man auch ganz andere Ausgangspunkte der Betrachtung finden als gerade den von der Sinnlichkeit.

Zunächst wird man sich dabei aber erinnern müssen, daß Kant diese von ihm unablässig gewußte Spannung eben als den Ursprung der Antinomien aufgedeckt hat. Die Antinomien aber sind unvermeidlich einander widersprechende Aussagen über die als ein Ganzes gedachte Natur, den Kosmos und sie entspringen daher der sog. kosmologischen Idee der äußeren Natur. Man hat nun bisher nie darauf hingewiesen, daß gewisse deskriptive Eigentümlichkeiten der Sinnesempfindungen und besonders ihrer Grenzen eine große formale Verwandtschaft mit dem Inhalt der Antinomien Kants zeigen: es ist ebenso zutreffend zu sagen, daß das Sehfeld begrenzt sei, wie daß es keine Grenze habe, ebenso zutreffend, daß das Wachbewußtsein zeitlich „einmal" angefangen habe wie daß ein Anfang nie Bewußtseinsinhalt sei usw. (vgl. die früheren Erörterungen über Grenzen, Größen u. a. Bestimmtheiten). Die Erklärung Kants, daß der Widerspruch der Objektivität unserer Feststellungen darum keinen Abbruch tue, weil wir ja nicht Dinge an sich, sondern bloß Erscheinungen haben können, die, fälschlich als Dinge an sich genommen, zu bloßem Schein, zur Täuschung werden — auch diese Erklärung findet ihre Parallele in der die ganze Sinneslehre durchziehenden Feststellung, daß wir in der Tat gleichsam lediglich von Sinnestäuschung zu Sinnestäuschung leben, wenn wir uns bei jeder Wahrnehmung einbilden, das Außending sei genau so, wie die Wahrnehmung es vorspiegelt. Wir weisen dann nach, daß nur die Modifikatio-

nen des Sinnesapparates es waren, die zur Täuschung führten, ja überhaupt, daß nur ihre Organisation das Bild der Dinge erzeugt.

Jene eigentümliche Analogie, wie sie zwischen dem Prinzip der kritischen Transzendentalphilosophie und dem der spezifischen Sinnesenergie in erkenntnistheoretischer Beziehung zu bestehen schien, kehrt hier wieder in einer zweiten Form: in der Analogie zwischen den Antinomien Kants und einer phänomenologischen Eigenheit der Sinneswahrnehmungen, die wir als ihre *Antilogik*[1]) bezeichnen wollen. Und ebenso wie sich in den Antinomien das Unvermögen ausdrückte, die Natur als ein Ganzes in Verstandeskategorien zu denken, so erweist sich in der Aufdeckung der Antilogik der Phänomene das Unvermögen, sinnliche Phänomene in Verstandeskategorien zu denken (zu messen, zu konstruieren, zu deduzieren usw.). Die Bedeutung jener Analogien als solcher, der erkenntnistheoretischen sowohl wie der phänomenologischen, zu erörtern ist hier nicht der Ort; wir können nur davon ausgehen, nicht es begründen, daß wir in der Sphäre der Sinneslehre nicht erkenntniskritisch sondern experimentell-forschend auf den antilogischen Tatbestand stoßen und damit auf den eigentlichen Kern dessen, was zum Scheitern der messenden Psychologie und zur Annahme einer Unbestimmtheit der psychologischen Begriffe geführt hat. Daher ist eine etwas eingehendere Erörterung der Antilogik der Phänomene notwendig. Betrachten wir hier nochmals das in den früheren Abschnitten Ausgeführte, so finden wir allerdings Schritt für Schritt die Unmöglichkeit eine solche Ordnung der sinnlichen Erlebnisse unter Begriffen durchzuführen, daß die *Grenzen* des unter die Begriffe Fallenden scharf und feststehend seien. Auf der anderen Seite aber steht die Charakterisierung, die wir als den *Bestimmtheitscharakter* des Sinnlichen bezeichneten. Es gelingt nicht, den Begriff der Empfindung nach irgendeiner Richtung abzugrenzen, aber es wäre absurd zu leugnen, daß es etwas Bestimmteres gebe als ein sinnliches, ein Wahrnehmungserlebnis. Die Bestimmtheit kann also nicht in der Begrenzung liegen, sondern sie liegt in etwas anderem: sie liegt in der nur personell, nicht allgemeingültig, nur erlebbar, nicht konstruierbar vorhandenen Gewißheit einer deutlichen Gegenwart. Der Bestimmtheitscharakter ist eben darum auch nie von definitorischer sondern, da es auch Begriffe gibt, die zwar höchst bestimmt aber nicht definierbar sind, kasualer Art. Solche kasuale Begriffe sind z. B. Mensch, Leben, Erlebnis, Sinnlichkeit, Empfindung. „Undefinierbar" (wörtlich = unbegrenzbar) wie sie einmal sind, ist ihre Bestimmtheit und ihre Gewißheit eben auch nicht konstruierbar, nicht logisch oder mathematisch demonstrierbar. Vielmehr ist ihre Gültigkeit, wie schon bemerkt überhaupt nicht eine Allgemeingültigkeit, sondern, und dies ist kein Nachteil und keine Minderung des Gültigkeits*grades*, eine Personalgültigkeit — eine Gültigkeit nur für den, welcher den betreffenden Gegenstand — in unserem Falle ein sinnlicher — erfährt. Der Versuch nun, solche Gegenstände sinnlichen Empfindens oder Wahrnehmens, solche phänomenal gegebene Gegenstände mit den Verstandeskategorien und mit den mathematischen Begriffen zu erfassen deckt eben die sehr merkwürdige Eigentümlichkeit auf, daß wir im *Sinnlichen logisch Widersprechendes im Erlebnis einer Anschauung zu vollziehen vermögen.* So ist unser Sehfeld zugleich ohne Grenze und zugleich endlich, unser Wachbewußtsein gegen Geburt und Tod, gegen den Schlaf nicht abgegrenzt und doch endlich befristet, so haben alle sinnlichen Wahrnehmungen ihre Geschlossenheit und ihre Bestimmtheit und sind doch nirgends die Übergänge vom Etwas zum Nichts, nur die vom So zum Anders selbst erlebbar. Überall erscheint der Widerspruch in der Anwendung des Grenzbegriffes auf sinnliche Erlebnisse, wenn sich zeigt, daß man eine Grenze nur dort erleben kann, wo eine Realität

[1]) Vgl. v. Weizsaecker: Psychol Forsch. Bd. 3, S. 295. 1923.

an eine Realität grenzt, wo also gar nicht eine wirkliche Grenze sondern nur ein Unterschied, eine Veränderung, aber nicht ein *Ende* vorliegt.

Wir finden dieselben Verhältnisse in genau derselben Weise beim Begriff der Ähnlichkeit, wo man ebensowohl von „teilweiser Gleichheit", wie zugleich von entschiedener Ungleichheit sprechen mußte; eine Ähnlichkeit sinnlicher Wahrnehmungen ist immer sowohl eine Gleichheit wie eine Ungleichheit, aber eben nicht so, daß ein Teil gleich, ein anderer ungleich wäre, sondern so, daß alle Teile, oder vielmehr das Ganze sowohl gleich wie ungleich sind: Antilogik der Ähnlichkeiten (man denke hier etwa an die Ähnlichkeit von Geschwistern oder an unser Antlitz auf verschiedenen Lebensstufen). — Die weitere Verfolgung dieser Dinge zeigt, daß bei allen Kategorien des Verstandesdenkens Antilogik auftritt, wenn sinnliche Phänomene als solche durch sie gedacht werden sollen, und daß ferner, und nur dies soll hier noch kurz verfolgt werden, ebensolche antilogischen Sachverhalte in der ganzen *Biologie* auftreten. Zeugung, Befruchtung, Entwicklung, Zellteilung sind als biologische Begriffe und als morphologische Phänomene durchweg als antilogische und antimathematische nachweisbar. Wenn zwei Zellen eine werden, wenn eine Zelle sich teilt, wenn aus dem Embryo das Kind, aus dem Kind der Erwachsene wird, wenn ein Tier sich ernährt, sich erhält, so steckt in jedem dieser in einer Anschauung vollziehbaren Vorgänge ein antilogischer Gebrauch von Zahlen (aus 1 „wird" 2, aus 2 „wird" 1), von Identität und Nichtidentität (ein a „wird" ein b), von Kausalität („Selbst"erhaltung = causa sui). Ebenso denken wir endlich im Begriff des *Sinnes* und *Sinnesorganes* den Begriff der Rezeptivität und der Spontaneität, der Passivität und der Aktivität zusammen; auch hier ist die logische Unvereinbarkeit beider antilogisch vereinigt in der *Anschauung* eines Mittels oder Instrumentes[1]).

Die Phänomenologie, welche von Wahrnehmungen ausgehend die Eigentümlichkeit der Sinnenwelt im Gegensatz zu den physikalischen Objekten feststellen soll, gelangt so zunächst zum Merkmal der Antilogik dieser Sinnenwelt und ferner zu den *Lebens*vorgängen als denjenigen, mit denen diese Sinnenwelt jenes Merkmal teilt. Die Phänomenologie findet es in den Wahrnehmungen nur dann, wenn sie im Wahrnehmen sich von den wahrgenommenen *Dingen umstellt* auf das sog. *Erlebnis*. Sie bedeutet also einen Übergang der Einstellung von den Dingen der Sinnenwelt zu einem ganz besonderen neuen Gegenstand, eben dem *sinnlichen Erlebnis* als solchem. Erst nachdem ich diesen neuen Gegenstand habe, kann ich Phänomenologie der Sinne treiben. An diesem Erlebnis entdecke ich unter anderen auch das Merkmal des Antilogischen ganz unabhängig davon, daß ich es auch an den Lebensvorgängen entdecke. Die Übereinstimmung ermöglicht, beides der gleichen Wirklichkeit zuzuteilen, wesensmäßig zu vereinigen; es ergibt sich so, daß das sinnliche Erlebnis eben ein Lebensvorgang ist so gut wie eine Zeugung, eine Atmung, ein Wachstum.

Es scheint mir nun zweckmäßig, das zum Gegenstand der Phänomenologie gewordene sinnliche Erlebnis überhaupt den Gegenständen der *Biologie* anzugliedern und damit von denen der Physik ebenso abzutrennen, wie von denen der Psychologie. Es handelt sich hier auch um eine möglichst korrekte Einteilung der Wissenschaften und ihrer Gegenstände. Mit der Einstellung, welche das sinnliche *Erlebnis* zum Gegenstand werden läßt, erreichen wir das Arbeitsfeld der Wissenschaft von den *Lebens*erscheinungen ganz im allgemeinen. Wir gewinnen damit

[1]) In Hegels Philosophie des lebendig beweglichen Begriffs war der Versuch gemacht, die von Kant aufgedeckte antinomische Struktur einiger Erkenntnisse auf die gesamte Wirklichkeit (bei Hegel = Logisches) zu übertragen. So wurde das Erkennen seiner Form nach dialektisch. Dieser Schritt gelingt aber nur durch einen *geheimen* Gebrauch der Anschauung, in der das Antilogische vollziehbar wird.

wie ich glaube eine gewisse Unabhängigkeit von *der* Psychologie, die das wirklich ist, was sie meint: Wissenschaft von den seelischen Dingen. Wir überwinden aber auch jene Schwierigkeit die darin bestand, daß im Akte der Empfindung und Wahrnehmung ja nicht Empfindungen empfunden werden, sondern Dinge, nicht Wahrnehmungen wahrgenommen werden, sondern Dinge. Wenn ich mich aber auf das sinnliche Erlebnis einstelle, so habe ich ein *neues* Phänomen, einen *neuen* Gegenstand sui generis, und bemerke, wie bekannt, jetzt tausend Dinge, welche ich bei der Wahrnehmung der Umwelt nie bemerkte. Es ist ein neuer Wirklichkeitskreis geschaffen der sich ebensowohl vom psychologischen wie vom physikalischen unterscheidet und den wir jetzt den biologischen nennen. Das Korrelationsproblem findet seine Erledigung, wenn wir jetzt feststellen, daß der Satz: durch Organvorgänge *entstehen* sinnliche Erlebnisse genau dieselbe Struktur hat wie der Satz: durch Zeugung entsteht eine neue Person, oder der Satz: durch Wachstum verändert die Pflanze ihre Gestalt. Die Identität der Person durch die Nichtidentität ihrer raumzeitlich-objektiven Bestimmungen hindurch ist eine logisch ebenso widersprechende, aber auch ebenso reale biologische Tatsache wie die Identität des sinnlichen Vorganges durch die Nichtidentität ihres physiologischen und ihres erlebnismäßigen Anteils hindurch. Die Sprache hat, wie oft, so auch hier, mit den Worten sinnliches „Erlebnis" und „Lebensvorgang" die sachliche Zusammengehörigkeit richtig erfaßt und der methodologischen Erkenntnis wirksam vorgearbeitet.

Die Annahme aber, daß das Erlebnis der Evidenz und Bestimmtheit entbehre, die wir von einer wissenschaftlich erforschbaren Sache verlangen müssen, bedarf danach kaum mehr der Widerlegung. Nicht allein kann ja auch die Physik, wie bemerkt, immer nur von sinnlichen Wahrnehmungen ausgehen und auch ihr ganzes Wahrheitsgewissen beruht darauf, daß sie es tut. Die Einstellung aber auf das sinnliche Erlebnis als solches genießt den Vorzug der Deutlichkeit und der Präzision der Wahrnehmungen nicht minder. Aber als Bestandteil der Biologie schreitet sie freilich zu einer ganz anderen Art von wissenschaftlicher Erfahrung fort, die wir auch hier nochmals schwerlich kürzer und besser andeuten können als mit dem Namen Goethes. In diesem Sinne wird aber die Sinneslehre sich wohl auch begnügen müssen die Sinnes*organe* als *Mittel* und *nur* als Mittel verstehen zu wollen. Die Frage nach ihrem *End*zweck — hierin folgen wir ganz gewiß wiederum Kant — soll nicht gestellt, kann nicht beantwortet werden. Schon die aus Kants Worten herausgelesene optimistische Färbung des Ausdruckes Zweckmäßigkeit, als *seien* die Organe wirklich mehr zweckmäßig als unzweckmäßig — schon diese Deutung gehört nicht ihm, sondern der von England ein Jahrhundert später erneuerten utilitären Denkweise. Die andererseits bei uns ebenfalls eingebürgerte Anschauung, der Zweck und die Einrichtung der Sinnesorgane sei auf die *Erkenntnis* der Umwelt abgestellt, läßt sich wie ich glaube mit nicht mehr, wenn auch mit nicht weniger Recht durchführen wie eine andere die etwa von ihrer Brauchbarkeit für den *Genuß*, für den *Trieb*, also für irgendeine nichterkenntnisartige Seite des Lebens. Nur die innige Verbundenheit des objektiven Erkennens mit allen anderen Fähigkeiten und Abläufen sichert ihm unvermeidlich einen Platz unter den Lebensfunktionen, welchen die Sinne dienen. Aber zu einem spezifischen, menschlich gefärbten Intellektualismus der Sinneslehre ist schon im Hinblick auf die Ähnlichkeit der tierischen Organe kein Grund vorhanden, und die Forschung wird daher auch in der Wahl ihrer experimentellen Anordnungen sich nicht auf solche Leistungen der Sinne beschränken dürfen, bei denen andere als spezifisch intellektuelle Aufgaben gar nicht gestellt, darum begreiflicherweise auch nicht gelöst werden. Wie weit dafür freilich hier das *Tier* gegenüber dem Menschen den Vorzug verdienen wird, dies ist wohl heute noch nicht zu beurteilen. — Dagegen

ist nicht zu bezweifeln, daß die Möglichkeiten das *pathologische* Geschehen für die Physiologie der Sinne heranzuziehen noch nicht entfernt genügend ausgenutzt sind. Nicht nur ersetzt es beim Menschen das Experiment (ebenso wie das chirurgische Tierexperiment ja nur eine Pathologie liefert); pathologische Veränderungen und Erscheinungen erweitern den ganzen Begriff der Biologie auch insofern, als sie, den Zweckmäßigkeitsoptimismus Lügen strafend, das Lebensgeschehen auf der Grenzscheide zwischen Sinn und Unsinn, zwischen Harmonie und Katastrophe sich fortbewegend darstellen. Diese Grenze ist eine andere als die im Schwellenbegriff eingefangene Leistungsphysiologie sie aufstellt, um die Schranken und Maße der Sinnesfunktionen zu beschreiben. Denn immer wieder zeigt sich in der Pathologie, daß die bloße Leistungsmessung nicht hinreicht, um ein pathologisches Verhalten in seinem Wesen begreiflich zu machen. Auch hier lehrt die biologische Betrachtung, die nicht nur Funktionen mißt, sondern auch sinnliche Eindrücke ihrer Qualität, ihrer phänomenalen Wesensart, ihrem Lebenswert und -unwert nach versteht, daß mit quantitativen Leistungsminderungen und -änderungen auch Wandlungen des ganzen Geschehens einhergehen. Dabei kann der Gestaltungskreis und die Mannigfaltigkeit der sinnlichen Eindrücke eingeengt sein und trotzdem in der Wiederherstellung der lebendigen Einheit, in der Neuordnung eines geschlossenen Ganzen die produktive Art des Organismus sich bewähren. In raschem und übersichtlichem Ablauf erscheinen hier Stadien des wirklichen Defektes, der Reparation und der Neugestaltung — ein *Funktionswandel*, welcher gerade diejenigen Eigenschaften der nervösen Substanz und des biologischen Geschehens besonders auffällig und faßbar zeigt, an welche die ältere Sinnesphysiologie zwar überall angestoßen war, ohne sie doch mit ihren geistigen Mitteln bewältigen zu können. Indes ist eine scharfe Polemik der Vergangenheit noch nicht einmal eine Gegenwart, geschweige denn eine Zukunft. Zu einer solchen wird mehr erfordert.

Vergleichende Physiologie der Tangoreceptoren bei Tieren.

Stereotaxis, Stereotropismus, Rheotaxis und Anemotaxis bei Tieren.

Von

Konrad Herter

Berlin.

Mit 7 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Baglioni, S.: Physiologie des Nervensystems. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. Bd. IV. Jena 1913. — Baglioni, S.: Die niederen Sinne. Ebenda. — Buddenbrock, W. v.: Grundriß der vergleichenden Physiologie I. Berlin 1924. — Bütschli, O.: Vorles. üb. vergl. Anatomie. I. Berlin 1921. — Herter, K.: Mechan. Sinnesorgane und Gehör. Lebenskunde Bd. I. Leipzig 1922. — Herter, K.: Tastsinn, Strömungssinn und Temperatursinn der Tiere und die diesen Sinnen zugeordneten Reaktionen. Berlin, im Erscheinen. — Hesse, R.: Anatomie der Sinnesorgane. Handwörterb. d. Naturwiss. Bd. IX. Jena 1913. — Hesse-Doflein: Tierbau und Tierleben. Leipzig 1910/14. — Hilzheimer, M.: Handb. d. Biol. d. Wirbeltiere. Stuttgart 1913. - Jennings, H. S.: Die niederen Organismen. Übers. v. E. Mangold. Leipzig 1914. — Kafka, G.: Einführung in die Tierpsychologie. Bd. I. Leipzig 1914. (Ausführl. Literaturverzeichnis.) — Loeb, J.: Stereotropismus. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. Bd. IV. Jena 1913. — Plate, L.: Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. Bd. I/II. Jena 1922/24. - Pütter, A.: Physiologie der Sinnesorgane. Handwörterb. d. Naturwiss. Bd. IX. Jena 1913. — Verworn, M.: Allgemeine Physiologie. 7. Aufl. Jena 1922.

1. Tangoreceptoren, Stereotaxis und Stereotropismus.

Unter Tangoreceptoren versteht man Sinnesorgane oder -organellen, die der Aufnahme von Tastreizen, d. h. Reizen, die durch Berührung mit festen Körpern hervorgerufen werden, dienen. Die dadurch bewirkten Ortsbewegungsreaktionen frei beweglicher Tiere nennt man Stereo- oder Thigmotaxis, während man entsprechende Wachstumskrümmungen festsitzender Tiere als Stereo- oder Thigmotropismus bezeichnet. Je nach der Richtung der Bewegung zum Reizort hin oder von ihm weg spricht man von einer positiven oder negativen Reaktion.

Die Tastreizbarkeit der nicht begeißelten Protozoen ist an keine differenzierten Tangoreceptoren gebunden, sie ist diffus auf das ganze Plasma verteilt und scheint nur bei einigen höheren Formen (Radiolarien) im Ektoplasma größer zu sein als im Endoplasma[1]). Die Beantwortung schwacher Tastreize besteht in einer positiven Reaktion (Anschmiegung an den berührenden Körper), während auf starke Reize meist Flucht oder Kontraktion erfolgt, wobei die negative

[1]) Verworn, M.: Psycho-physiologische Protistenstudien. Jena 1889.

Thigmotaxis so groß sein kann, daß sie die Kohäsion des Plasmas überwiegt und Teile eines der Unterlage angehefteten Pseudopodiums abreißen[1]). Bei Formen mit Geißeln oder Wimpern besitzen meist diese gesteigerte Tastreizbarkeit gegenüber der Körperoberfläche; doch nur so lange, als sie mit dem Protozoenkörper in Verbindung stehen, so daß also für das Zustandekommen thigmotaktischer Reaktionen das Plasma nötig erscheint. Dagegen ist das Plasma selbst nicht reizbar[2]). Die Stärke der taktilen Reizbarkeit ist an den verschiedenen Körperregionen nicht gleich, meist ist das Vorderende am empfindlichsten. Als spezifische Tangoreceptoren sind differenzierte Körperanhänge mancher Formen (z. B. Hypotrichen) zu deuten. Das Vorzeichen der Thigmotaxis kann an den einzelnen Körperteilen verschieden sein und richtet sich auch nach der Reizintensität. So ist bei Flagellaten die Schwimmgeißel oft negativ und die Schleppgeißel positiv thigmotaktisch. Schwache mechanische Reize bedingen meist eine positive Reaktion, die allerdings individuell verschieden sein kann und vom physiologischen Zustand abhängt. Sie äußert sich in einer Anschmiegung des nackten Plasmaleibes an den berührenden Gegenstand oder im Erstarren der Wimpern, die das Tier im Kontakt mit der Reizquelle festhalten. Diese Erstarrung braucht sich nicht nur auf die berührten Cilien [primär thigmotaktische Wimpern (PÜTTER)] zu erstrecken, es können auch mehr oder weniger große benachbarte Bezirke mit erstarren. Im extremen Fall stehen dann alle Wimpern still (Abb. 1). Die Reizleitung kann nach ALVERDES nach allen Seiten erfolgen, nach PÜTTER aber nur caudalwärts. Der gegenseitige Kontakt konjugierender Ciliaten wird z. T. thigmotaktisch bedingt[3]). Bei Zusammenwirken mit anderen Reizen wird deren Wirkung meist durch die positive Stereotaxis stark abgeschwächt oder ganz aufgehoben. Andererseits können diese Reize die Thigmotaxis modifizieren, so heften sich Paramäcien in CO_2-haltigem Wasser an Glasstäbchen an, während für gewöhnlich an glatten Flächen keine Festheftung erfogt (Abb. 2).

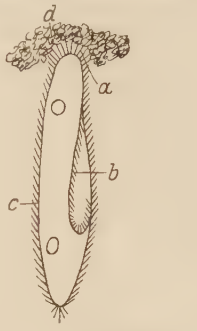


Abb. 1. Totale Thigmotaxis bei Paramaecium (n. PÜTTER). *a*) Primär thigmotaktische Wimpern. *b*) Schlagende Peristonwimpern. *c*) Sekundär thigmotaktisch erstarrte Körperwimpern. *d*) Detritus.

Abb. 2. Paramäcien, die einen Kreis um eine CO_2-Blase bilden und sich an einem Glasstäbchen ansammeln (nach JENNINGS).

Während bei den Schwämmen, bei denen ja bisher noch keine Nerven- und Sinneszellen mit Sicherheit nachgewiesen sind, die aber doch mechanische Reizbarkeit besitzen, von Tangoreceptoren nichts bekannt ist, stellen sich bei den übrigen niederen Evertebraten diese als freie Nervenendigungen oder primäre Sinneszellen, die meist mit Stiftchen versehen sind, dar. In vielen Fällen stößt die Deutung dieser Gebilde als Tastorgane auf Schwierigkeiten und ist ihre Funktion im einzelnen keineswegs sichergestellt (Palpocile der Cnidaria, Tastrüssel der Rhabdocoelen, Hautsinnesorgane der Trematoden und Cestoden, „Taster" der Rotatorien usw.), während in anderen wohl sicher Tangoreceptoren vorliegen (Tastborsten und Tastgeißen der Turbellarien, Tastzellen und

[1]) PÜTTER, A.: Studien über Thigmotaxis bei Protisten. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 1900.

[2]) ALVERDES, F.: Studien an Infusorien usw. Arb. a. d. Geb. d. exp. Biol. H. 3. Berlin 1922.

[3]) ALVERDES, F.: Zur Lehre von den Reaktionen der Organismen auf äußere Reize. Biol. Zentralbl. Bd. 42, S. 218—222. 1922.

Tastborsten der Anneliden usw.). Inwieweit die hohe Berührungsempfindlichkeit vieler Coelenteraten auf speziell differenzierten Sinneszellen beruht, und inwieweit sie auf die allgemeine Reizbarkeit des Plasmas der übrigen Körperzellen, die in dieser Tiergruppe ja noch relativ wenig spezialisiert sind, zurückzuführen ist, läßt sich bisher noch nicht entscheiden. Die Verteilung dieser Sinnesorgane auf dem Tierkörper ist nach den Gruppen verschieden und auch im einzelnen noch nicht genügend sichergestellt, doch läßt sich ganz allgemein wohl sagen, daß sie meist an den Körperteilen, die bei der Lokomotion am leichtesten mit Fremdkörpern in Berührung kommen oder die bei der Nahrungsaufnahme eine Rolle spielen, am dichtesten stehen. Mit diesen anatomischen Befunden stimmen oft reizphysiologische Beobachtungen überein, die zeigen, daß diese Teile eine größere Tastreizbarkeit besitzen als die anderen Körperstellen. So nimmt z. B. bei der Trachymeduse *Gonionemus* die Berührungsempfindlichkeit in der Reihenfolge: Tentakelspitze, Tentakelbasis, Glockenrand, Manubrium und Subumbrella ab, während Schirmoberfläche und Velum überhaupt nicht mechanisch reizbar sind, so daß sogar Einschneiden oder -stechen keine Reaktion auslösen. Die taktilen Reaktionen sind außer vom Ort der Reizsetzung auch von der Reizintensität und dem physiologischen Zustand des Tieres abhängig. Dies zeigen besonders Versuche Jennings an Regenwürmern, bei denen bestimmte Körperstellen mittels eines feinen Glasstabes gereizt wurden und die ergaben, daß je nach der Kombination obiger Faktoren neun verschiedene Reaktionsweisen auftreten können, von einer leichten Anschwellung der gereizten Stelle bis zu einer Emporhebung und heftigen Hin- und Herbewegung des Vorderendes. Bei Turbellarien bewirkt schwache mechanische Reizung des Vorderendes positive und starke negative Reaktionen. Starke Reize, die das Hinterende treffen, können die Tiere, die für gewöhnlich durch den Schlag ihrer Bauchcilien dahingleiten zu beschleunigtem egelartigen Vorwärtskriechen veranlassen. Ferner kann starke mechanische Reizung auch Starrezustände hervorrufen[1]). Das Vorzeichen der Thigmotaxis kann sich je nach dem physiologischen Zustand des Tieres an den einzelnen Körperstellen ändern, wofür *Hydra* ein gutes Beispiel abgibt: Während für gewöhnlich der Polyp durch die positiv stereotaktische Fußscheibe am Substrat haftet und das Mundende negativ thigmotaktisch ist, kann sich das Verhalten durch Nahrungsmangel oder andere von außen kommende starke Reize ändern, so daß das Tier sich mit der Mundscheibe anheftet, die Fußscheibe loslöst und an anderer Stelle wieder anheftet usw. Hierbei muß alternierend die Thigmotaxis der beiden Körperpole ihr Vorzeichen ändern. Ähnlich verhalten sich die Egel beim Kriechen, wobei der Kontaktreiz, den die Unterlage auf den einen Saugnapf ausübt, die Loslösung des anderen bedingt. In vielen Fällen ist die taktile Reizbarkeit der niederen Evertebraten ganz außerordentlich fein, und die Tiere perzipieren nicht nur Berührungsreize, sondern auch leichte Erschütterungen des Substrats oder des Mediums in sehr differenzierter Weise. So unterscheiden einige röhrenbewohnende Polychäten und der Oligochät *Tubifex*, der nach Szymanski[2]) ein Musterbeispiel für den Typ der taktilen Tiere darstellt, schwache Wasserwellen von geringer Frequenz (2 bis 3 pro Sekunde) von hochfrequenten Wellen, wie sie durch das Anblasen einer Membranpfeife unter Wasser erzeugt werden, indem sie auf erstere nicht reagieren, während sie sich bei der Reizung durch letztere, ebenso wie bei leichter Berührung der Kiemenkronen sofort in ihre Röhren zurückziehen.

---

[1]) Polimanti, O.: Über bei Planarien beobachtete Tonusschwankungen. Zeitschr. f. Biol., N. F. Bd. 48, S. 127—135. 1916.

[2]) Szymanski, I. S.: Über taktile Tiere. Biol. Zentralbl. Bd. 37, S. 416—418. 1917.

Die Fähigkeit zur Lokalisierung des mechanischen Reizes ist oft bei sich sehr nahestehenden Formen recht verschieden entwickelt: Während die Polypen der Cnidarier taktile Reize meist nach der Versuchs- und Irrtumsmethode durch Kontraktionen und darauffolgende Extensionen, deren Richtungen in keiner Beziehung zum Reizort stehen, beantworten, reagieren einige Medusen auf lokale Berührung des Glockenrandes, durch Annäherung des Manubriums an die gereizte Stelle. Biologisch hat dies wohl die Bedeutung eines Verteidigungs- oder Beutegreifreflexes.

Positive Thigmotaxis ist eine Erscheinung, die bei niederen Evertebraten häufig zu beobachten ist und bei ihrer Orientierung im Raume eine wichtige Rolle spielt. So findet man viele Würmer (Turbellarien, Polychäten, Oligochäten und Hirudineen) häufig in innigem Kontakt mit dem Substrat, unter Steinen, in Erdspalten oder in selbstgefertigten Röhren, oder die Tiere suchen durch gegenseitiges Aneinanderschmiegen möglichst große Oberflächenteile ihres Leibes mit festen Körpern in Berührung zu bringen. Ein Schulbeispiel hierfür bieten die Regenwürmer, die stets bestrebt sind, sich in die Winkel der Versuchsgefäße zu schmiegen oder sich in Spalten zu verbergen. Diese positive Thigmotaxis ist im diffusen Licht stärker als die negative Phototaxis; nur im direkten Sonnenlicht überwiegt letztere (im Gegensatz zu *Nereïs virens*), und zwar muß die Intensität des Lichts, das den Wurm aus einer Spalte vertreiben soll, um so größer sein, je enger diese Spalte ist. Im Dunkeln ist die Thigmotaxis so stark, daß die Würmer tagelang in trockener und auch sonst unnatürlicher Umgebung durch sie festgehalten werden. Bei dem Oligochäten *Rhynchelmis* unterliegen die thigmotaktischen Haufen einem tageszeitlichen Rhythmus, indem sie sich, unabhängig von der Belichtung, am Abend auflösen. Bei ihm ist die thigmotaktische Reaktion nur auf das Vorderende beschränkt und vom Vorhandensein des Oberschlundganglions unabhängig[1]). Die charakteristische Stellung der Tubificiden im Schlamm kommt durch positive Thigmotaxis des Vorderendes zustande[2]). Der Umdrehreflex aus der Rückenlage beruht bei manchen Würmern (z. B. Tricladen) auf positiver Thigmotaxis der Ventral- und negativer der Dorsalseite. Interessant sind die Veränderungen, welche die Thigmotaxis in Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium beim Generationswechsel der Cnidarier erfährt. Die Festsetzung der Planula erfolgt positiv thigmotaktisch, und der sich entwickelnde Polyp bleibt mit seiner Fußscheibe in Berührung mit dem Substrat oder bildet die Hydrorhiza aus, die sich positiv thigmotropisch der Unterlage fest anschmiegt, während der Hydrocaulus negativ thigmotropisch sich von festen Körpern wegkrümmt. Die pelagisch lebenden Medusen sind im allgemeinen stark negativ sterotaktisch, nur einige Formen heften sich vorübergehend an Pflanzenteile, Steine u. dgl. mittels besonderer Haftäste der Tentakeln an.

Das Prinzip, die Wirksamkeit der Tangoreceptoren durch die Hebelwirkung eines starren Haares, das mit nervösen Endapparaten in Verbindung steht, zu erhöhen, wie es in den Tastborsten der Anneliden zum Ausdruck kommt, erreicht bei den Arthropoden seine höchste Entwicklung unter den Evertebraten. Da bei diesen gepanzerten Tieren freie Nervenendigungen nur eine untergeordnete Rolle als Tangoreceptoren spielen können [bei *Carcinus* soll die Region des Panzers, die vom Nervus tegumentarius versorgt wird, direkt Tastreize übermitteln können, und bei weichhäutigen Larven[3]) und in den Gelenkhäuten gepanzerter

[1]) Krejči, M.: Thigmotaxe u. Rhynchelmis limosella. Sbornik zool. Bd. 1, 1, S. 53 bis 68. Praha 1917. (Tschech. m. engl. Zusammenfassung.)

[2]) Alsterberg, G.: Die Sinnesphysiologie der Tubificiden. Lunds Univ. Arsskr. N. F. Avd. 2, Bd. 20, Nr. 7. Kungl. Fysiogr. Sallskapets Handl. N. F. Bd. 35, Nr. 7. 1924.

[3]) Zawarzin, A.: Histologische Studien über Insekten. III. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 100, S. 447—458. 1912.

Formen[1]) wurden freie Nervenendigungen gefunden], so müssen besondere Vorrichtungen vorhanden sein, die eine Perzeption des Tastreizes durch den Panzer hindurch ermöglichen. Diese werden durch die Tasthaare dargestellt. Die Tasthaare sind Borsten (Stimulatoren), die dem Panzer gelenkig eingefügt sind und durch Fortsätze primärer Sinneszellen (Receptoren) innerviert werden. Durch Anstoßen an feste Gegenstände wird das Haar bewegt und durch seine Hebelwirkung der Receptor erregt. Die Tasthaare zeigen eine sehr verschiedene Gestalt und Größe, vielfach sind sie gegabelt oder gefiedert, und die Gelenkverbindung mit dem Panzer ist bei manchen starrer, bei anderen beweglicher. Allein für die Larve von *Myrmeleo formicarius* beschreibt Doflein 5 Haupttypen von Tasthaaren[2]). Dieser morphologischen Differenzierung entspricht meist auch eine funktionelle Verschiedenheit. Doch ist hier im einzelnen noch vieles ungeklärt. Dies gilt auch für die Verteilung dieser Gebilde auf dem Körper der Tiere. Im allgemeinen kann man sagen, daß die beweglichen Körperanhänge besonders reichlich mit ihnen ausgestattet sind. So wurde die Morphologie und Physiologie dieser Gebilde an den Cerci einiger Orthopteren in neuerer Zeit von Sihler untersucht[3]). Eine besondere Rolle spielen die sog. „Stellungshaare"[4]), Tasthaare, die in der Nähe der Gelenke stehen und gemäß der Bewegung dieser mit verschiedenen Teilen des Körpers in Berührung kommen, wodurch sie dem Tiere die relative Stellung seiner Gliedmaßen anzeigen. Eine ähnliche Funktion glaubt H. Vogel[5]) den Spaltsinnesorganen der Radnetzspinnen, die zu Gruppen zusammengeschlossen an den Gelenken als „leierförmige Organe" vorkommen, zuschreiben zu müssen.

Die Tastreizbarkeit der meisten Arthropoden ist eine recht feine und für viele von größter biologischer Bedeutung. Schwache mechanische Reize werden vielfach durch den Putzreflex, der eine Beseitigung der Reizquelle zum Ziel hat, beantwortet, und viele Formen haben besondere Putzextremitäten[4]). Als besonders tastempfindlich erweisen sich die Spinnen. Man kann wohl sagen, daß bei ihnen der Tastsinn den wichtigsten Faktor in der ganzen Lebensführung darstellt. So gibt es Formen, die sich im Dunkeln fast oder ganz ausschließlich vermittels ihres Tastvermögens orientieren[6])[7]). Namentlich auch bei der Anfertigung des Netzes und bei seiner Benutzung zum Beutefang spielen taktile Reize ein wichtige Rolle[8,9,10]). Unter den Insekten erreicht die Feinheit der Tangoreception bei den Schmetterlingsraupen eine außerordentlich hohe Stufe[11]). So soll der Zusammenhang der einzelnen Individuen bei gesellig lebenden Formen hauptsäch-

---

[1]) Zawarzin, A.: Histologische Studien über Insekten. II. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 100, S. 245—286. 1912.

[2]) Doflein, F.: Der Ameisenlöwe. Jena 1916.

[3]) Sihler, H.: Die Sinnesorgane an den Cerci der Insekten. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 45, S. 519—580. 1924.

[4]) Doflein, F.: Lebensgewohnheiten und Anpassungen bei decapoden Krebsen. Festschrift f. R. Hertwig. Bd. 3, S. 217—292. 1910.

[5]) Vogel, H.: Über die Spaltsinnesorgane der Radnetzspinnen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 59, S. 171—208. 1923.

[6]) Schaxel, J.: Die Tastsinnesorgane der Spinnen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 56, S. 13—20. 1920.

[7]) Dahl, F.: Vergleichende Physiologie und Morphologie der Spinnentiere. Tl. 1. Jena 1913.

[8]) Gerhardt, U.: Araneina. Biol. d. Tiere Deutschlands. Tl. 20. Berlin 1923.

[9]) Barrows, W. M.: The reactions of an orb-weaving spider, Epeira sclopetaria Clerck, to rhythmic vibrations of its web. Biol. bull. Bd. 29, S. 316—326. 1915.

[10]) Baltzer, F.: Beiträge zur Sinnesphysiologie und Psychologie der Webespinnen. Mitt. d. naturforsch. Ges. z. Bern, H. 10, S. 1—25. 1923.

[11]) Forel, A.: Das Sinnesleben der Insekten. München 1910.

lich taktil bedingt sein[1]), und die Raupen von *Phalera bucephala* unterscheiden künstliches Anblasen von natürlichem Winde, und es genügt die leiseste Berührung eines Individuums einer in Bewegung befindlichen Gesellschaft, um das sofortige Stillstehen aller zu veranlassen[2]). Während bei stark gepanzerten Formen, wie einigen Käfern, Berührung oft völlig unwirksam bleibt[3]), werden Erschütterungsreize, durch die wohl Lageverschiebungen der einzelnen Körperteile hervorgerufen werden, außerordentlich fein perzipiert. Viele Insekten lassen sich bei leiser Berührung des Zweiges, auf dem sie sitzen, herabfallen, während sie bei starkem Winde, der den Zweig schüttelt, ruhig sitzen bleiben. Besonders tastempfindlich sind auch die blinden Höhlenkäfer (wie überhaupt die meisten Höhlentiere), was morphologisch durch die große Länge der als Tastorgane dienenden Beine und Fühler zum Ausdruck kommt. Die Beispiele für die außerordentlich fein differenzierte Tastempfindlichkeit der Arthropoden ließen sich noch beliebig vermehren, doch will ich nur noch die neueren Ergebnisse von v. Frisch erwähnen, der gezeigt hat, daß auch bei der gegenseitigen Verständigung der Bienenarbeiter der Tastsinn eine wichtige Rolle spielt. So führt eine Arbeitsbiene, die von reichlicher Tracht in den Stock heimkehrt, jedesmal einen „Rundtanz" auf den dicht mit anderen Bienen besetzten Waben aus. Durch die von der Tänzerin ausgehenden Tastreize werden dann die anderen Bienen in Erregung versetzt, betasten sie mit ihren Antennen und laufen hinter ihr her, um endlich, auf diese Weise von dem Vorhandensein einer ausgiebigen Nahrungsquelle verständigt, auszufliegen und nach dieser zu suchen[4]).

Im Geschlechtsleben der Arthropoden spielt der Tastsinn eine bedeutende Rolle, ja bei vielen Krebsen erfolgt das Zusammenfinden der Geschlechter wohl ausschließlich taktil, indem das brünstige Männchen jeden Artgenossen zu ergreifen sucht, um mit ihm die Begattung auszuführen. Stößt es dabei auf einen Geschlechtsgenossen, so wird es durch dessen Abwehrbewegungen bald zum Loslassen veranlaßt, während ein ergriffenes Weibchen in einen Starrezustand verfällt, der dem Männchen die Kopulation ermöglicht[5]). Solche hypnoseartigen Zustände der Weibchen, hervorgerufen durch Berührungsreize, die vom Männchen ausgehen (Betrillern mit den Antennen usw.), sind bei Arthropoden weit verbreitet, doch fällt ihre Besprechung schon in das Kapitel der „tierischen Hypnose" (s. Bd. XVII). Bei den Werbegebräuchen der Spinnenmännchen um ihre Weibchen kommt die große Bedeutung des Tastsinnes für das Leben dieser Tiere deutlich zum Ausdruck[5]).

Fälle von starker positiver Thigmotaxis bei Arthropoden könnte man in großer Zahl anführen, doch erlaubt der zur Verfügung stehende Raum nur die Beibringung weniger Beispiele. Bei den Krebsen kann man alle Übergänge, von einer Bevorzugung rauher Unterlagen gegenüber glatten bis zu einer innigen Anschmiegung an feste Gegenstände beobachten. Den Gipfelpunkt erreicht diese Reihe wohl in den Einsiedelkrebsen, die ihren Hinterleib in leeren Schneckenhäusern verbergen. Reicht man Zecken V-förmig gefaltetes Papier, so findet man sie bald alle in die Falten eingeschmiegt[6]). Solche Formen, die in ihrem

[1]) Deegener, P.: Tiersoziologische Beobachtungen und Versuche. Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde, S. 1—34, Berlin 1919.

[2]) Deegener, P.: Beiträge zur Kenntnis soz. Raupen. Dtsch. entomol. Zeitschr. 1919, S. 65—115.

[3]) Demoll, R.: Die Sinnesorgane der Arthropoden. Braunschweig 1917.

[4]) Frisch, K. v.: Über die „Sprache" der Bienen. Jena 1923.

[5]) Meisenheimer, J.: Geschlecht und Geschlechter im Tierreich. Bd. I, S. 377—378. Jena 1921.

[6]) Hindle, B. A. u. G. Merriman: The sensory perception of Argas persicus. Parasitology Bd. 5, S. 207—216. 1912/13.

Lebensrhythmus längere Ruheperioden aufweisen, verbringen diese z. T. in thigmotaktischer Anschmiegung an feste Gegenstände. So befinden sich Schaben am Tage und während eines großen Teiles der Nacht in Ruhe, wobei sie sich oft in Ritzen verkriechen [Abb. 3[1])]. Neuere Untersuchungen über den Brotkäfer ergaben interessante Beziehungen zwischen physiologischem Zustand und Thigmotaxis. Plötzliche Steigerung des Sauerstoffbedürfnisses veranlaßt den aus der Puppe hervorgegangenen Jungkäfer zum Verlassen der Puppenwiege, also zur Aufgabe des Kontaktes mit den Wänden dieses engen Raumes. Sogleich einsetzende starke positive Thigmotaxis läßt ihn jedoch sofort wieder enge Räume (hapleutische Räume, Janisch) aufsuchen, so daß er oft in die Wiege zurückkriecht. Erst nach der Kopula läßt die Thigmotaxis nach, und gesteigerte positive Phototaxis treibt den Käfer zum Verlassen des Substrates[2]). Bei Zusammenwirken mit anderen Reizen ist meist der Tastreiz der stärkere. So führt ein normaler Flußkrebs, den man an einem Stabe schief im Wasser hält, so daß die Beine der höhergelegenen Seite mit einer festen Unterlage in Berührung kommen, mit diesen Bewegungen aus, die bei freier Beweglichkeit des Tieres seine Ventralseite mit der Unterlage in Berührung bringen würden, während bei alleiniger Wirkung des Statocystenreizes eine Reaktion erfolgt, die das Tier nach der entgegengesetzten Seite drehen würde[3]). Die stark tastempfindliche Larve des Ameisenlöwen stellt sich für gewöhnlich bei einseitig einfallendem Licht so ein, daß ihr morphologisches Hinterende der Lichtquelle zugekehrt ist, und sie kriecht mit diesem voran den Lichtstrahlen entgegen. Läßt man sie aber in ein Glasrohr kriechen, das so weit ist, daß sie beim Laufen seine Wände berührt, so kriecht sie auch in jeder beliebigen vom Experimentator bestimmten Richtung. So kann man sie veranlassen, sich geradlinig von der Lichtquelle weg zu bewegen. Wenn sie dann am anderen Ende aus dem Rohre herauskommt, wendet sie sogleich um und kriecht nun wieder dem Lichte zu [Abb. 4[4])]. Die abschwächende Wirkung der Thigmotaxis auf die Lichtreaktionen illustriert auch folgende Beobachtung Müllers: Der Tausendfüßler *Julus* setzt sich bei plötzlicher Belichtung in Bewegung, und zwar ist die Reaktionszeit bei Tieren, die spiralig aufgerollt sind, größer als bei solchen, die nur leicht gekrümmt sitzen. Dies beruht z. T. darauf, daß die Berührungsreize, die die einzelnen Körperteile bei der Aufrollung aufeinander ausüben, hemmend auf die Lichtreaktion wirken. Andererseits können Berührungsreize dem Tier die Antwort auf andere Reize „erleichtern". So zeigt ein *Julus*, der auf einer freien Fläche kriecht, an der Hell-Dunkelgrenze keine Reaktion. Kriecht er dagegen in Berührung mit einem Glasstreifen, so erfogt an dieser Grenze Abbiegung oder Umkehr. Müller erklärt dies Verhalten durch den verschiedenen physiologischen Zustand in den beiden Fällen und die dadurch bedingte differente tonische Wirkung des Lichtreizes[5]).

Abb. 3. Schabe (Phyllodromia Germanica) in einer Spalte (nach Wille).

[1]) Wille, J.: Biologie und Bekämpfung der deutschen Schabe. Monogr. d. angew. Entomol. Berlin 1920.

[2]) Janisch, E.: Zur Bekämpfungsbiologie des Brotkäfers. Arb. a. d. biol. Reichsanst. Bd. 12, S. 243—284. 1923.

[3]) Kühn, A.: Versuche über die reflektorische Erhaltung des Gleichgewichts bei Krebsen. Verhandl. d. dtsch. zool. Ges. Bd. 24, S. 262—277. 1914.

[4]) Doflein, F.: Der Ameisenlöwe. Jena 1916.

[5]) Müller, H.: Die Lichtreaktionen von Julus fallax und Polydesmus complanatus. Zool. Jahrb., Abt. Physiol. Bd. 40, S. 399—488. 1924.

Der Tangoreception bei den Mollusken dienen wohl in erster Linie freie Nervenendigungen. Inwieweit die Ästheten der Amphineuren und die sog. Pinselzellen als Tastsinnesorgane in Frage kommen, ist noch nicht geklärt. Bei den beschalten Formen sind im allgemeinen die Randpartien des Mantels und Fußes, sowie vor allem die tentakelartigen Anhänge an Kopf und Mantel tastempfindlich. Auch die Stacheln der Amphineuren zeigen Tastfunktion. Die Berührungsempfindlichkeit der Cephalopoden ist hauptsächlich an den Armen und hier besonders in der Umgebung der Saugnäpfe lokalisiert. Im allgemeinen ist die Tastreizbarkeit der Mollusken recht fein und erreicht wohl bei den Cephalopoden den höchsten Grad der Differenzierung. So reagieren Tintenfische schon auf ganz leise lokale Berührung, z. B. mit einem Baumwollfaden, durch Farbenveränderung der gereizten Stelle, sowie durch den Versuch, den berührenden Gegenstand mit den Saugnäpfen zu ergreifen. Sie können durch Betasten Nahrungsstoffe von Ungenießbarem unterscheiden, wobei sie eine gewisse Lernfähigkeit bekunden. Auch psychisch weniger hoch differenzierte Mollusken, wie einige Schnecken (*Limax* und *Physa*), können es lernen, sich an mechanische Reize zu gewöhnen. Die Reaktion auf Berührung ist vielfach von dem Ort der Reizsetzung abhängig. So erfolgt bei taktiler Reizung eines Helicidenfühlers von unten in seinem proximalen Teil Abwärtskrümmung, in seinem distalen Aufwärtskrümmung des Augenträgers [Abb. 5 [1])]. Im Geschlechtsleben der Gastropoden spielen mechanische Reize zur Steigerung der sexuellen Erregung eine hervorragende Rolle, was bei den Vorspielen zur Begattung der Landpulmonaten in einem intensiven Betasten und Hin- und Hergleiten der aneinandergepreßten Fußsohlen der beiden Partner zum Ausdruck kommt und in dem Gebrauch des Liebespfeiles seinen Höhepunkt in grotesk anmutender Weise erreicht[2]).

Abb. 4. Ameisenlöwe, in einem Glasrohr kriechend (nach Doflein). (Der ausgezogene Pfeil bezeichnet die Lichtrichtung, der gestrichelte die Kriechrichtung. Erklärungen s. Text.)

Die Lamellibranchiaten sind an den nicht beschalten Teilen sehr tastempfindlich, und bei den Larven mancher Muscheln, den Glochidien, erfogt die Anheftung an die Kiemen und Flossen von Fischen durch einen Reflex, der in dem Zusammenklappen der geöffneten Schalenhälften besteht, und der taktil ausgelöst wird[3]). Positiv thigmotaktische Einschmiegung in Ritzen u. dgl. ist bei Mollusken häufig zu beobachten.

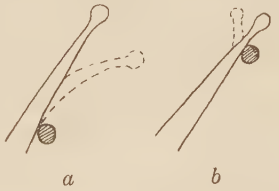


Abb. 5. Krümmung eines Schneckenfühlers bei Berührung von unten *a*) im proximalen, *b*) im distalen Teil (nach Franz).

Bei den Echinodermen, bei denen bisher noch keine freien Nervenendigungen nachgewiesen wurden, dienen wohl in erster Linie die Ambularalfüßchen, vor allem die tentakelartigen (Terminaltentakel), der Tangoperzeption. Auch die Stacheln der Seeigel und in besonders differenzierter Weise die Pedicellarien zeigen Tastreizbarkeit. An all diesen Organen finden sich Sinneszellen oder Komplexe von solchen.

---

[1]) Franz, V.: Über Hautlichtsinn usw. bei Stylommatophoren. Zool. Jahrb., Abt. Physiol. Bd. 38, S. 172—202. 1921.

[2]) Meisenheimer, J.: Geschlecht und Geschlechter im Tierreich. Bd. I, S. 344—379. Jena 1921.

[3]) Arey, L. B.: An exper. study on Glochidia. Journ. of exp. zool. Bd. 33. S. 463—492. 1921.

Auf lokale mechanische Reizung eines Oberflächenpunktes antwortet ein Seeigel durch Hinneigung der Stacheln und Pedicallarien zur Reizstelle, wobei diese Organe den Fremdkörper wegzuschieben oder zu ergreifen suchen. Bei Seesternen hat schwache lokale mechanische Reizung stets Einziehung der Ambulacralfüßchen zur Folge. Ein stärkerer ventraler Reiz wirkt zunächst ebenso, jedoch tritt nach kurzer Zeit Expansion und gesteigerte Tätigkeit der der Reizstelle benachbarten Füßchen ein. Ein stärkerer dorsaler Reiz verursacht Ausstrecken der Füßchen. Diese Reaktionen lassen sich auch noch an einzelnen, mit der Ampulle auspräparierten Füßchen hervorrufen. Licht kann auf die mechanische Reizbeantwortung hemmend wirken[1]). Bei Seeigeln hat leichte Berührung der Füßchen Ausstreckung und Anheftung derselben, starke Reizung das Gegenteil zur Folge. Bei den Schlangensternen bewirkt mechanische Reizung zwischen zwei Armen Schlagbewegungen der symmetrisch zur Reizstelle liegenden Arme und Erstarrung des gegenüberliegenden Armes. Berührung eines Armes selbst läßt diesen erstarren und veranlaßt Bewegung der anderen. Bei der Nahrungsaufnahme und bei den Befreiungsversuchen aus künstlichen Fesseln spielt bei den Echinodermen die Tangoperzeption eine wichtige Rolle. Der bei den meisten Stachelhäutern zu beobachtende Umdrehreflex aus der Rückenlage soll nach Mangold nicht durch die positive Stereotaxis der Unterseite bedingt sein, vielmehr sollen nach seinen Untersuchungen die Receptoren für diesen Reflex sowie für den Dorsalreflex, der in einer schnellen, dorsalgerichteten Krümmung der Arme besteht und den Umdrehreflex einleitet, in sensiblen Elementen der Rückenhaut liegen[2]). Das Bestreben, möglichst große Flächen des Körpers mit festen Gegenständen in Berührung zu bringen, findet sich bei vielen Echinodermenformen und äußert sich durch Verkriechen in Ritzen, Einschmiegung in die Ecken des Versuchsgefäßes, Eingraben usw. Jedoch scheint auch hier der physiologische Zustand eine Rolle zu spielen, denn Crozier[3]) konnte bei Holothurien im Aquarium keine positive Thigmotaxis beobachten, während er im Freien die Tiere meist in Gesteinsspalten u. dgl. antraf.

Bei *Branchiostoma* finden sich auf den Präoral- und Velartentakeln sowie auf dem Velum selbst Tangoreceptoren in Form von Sinnesknospen und Hautsinneszellen, die z. T. Stiftchen tragen, und von denen noch nicht sicher ist, ob es sich um primäre oder sekundäre handelt[4]). Die taktile Reizbarkeit des Lanzettfisches ist vorzugsweise am Vorderende und hier wiederum besonders an den Mundteilen recht fein und das Tier reagiert auf leise Berührung, z. B. durch Sandkörner, die man auf sein Vorderende herabrieseln läßt, durch schnelles Verschwinden im Sande oder Ausstoßen eines Wasserstroms, der die Sandkörner wegschwemmt. Starke positive Thigmotaxis äußert sich durch Eingraben, sowie das Tier mit dem Sande des Bodens in Berührung kommt.

Die Tangoreceptoren der Wirbeltiere sind freie Nervenendigungen und sekundäre Sinneszellen. Bei den höheren Landvertebraten bestehen sie z. T. aus Nervennetzen, die in mehr oder weniger komplizierter Weise mit Hilfszellen, die wohl meist keine Sinneszellen darstellen, sondern der mechanischen Übertragung von Druckreizen dienen, in Verbindung treten. In der Haut der Fische

[1]) Moore, A. R.: Stereotropic orientation of the tube feet of starfish etc. Journ. of gen. physiol. Bd. 4, S. 163—169. 1921.

[2]) Mangold, E.: Der Umdrehreflex bei Seesternen und Schlangensternen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 189, S. 73—98. 1921.

[3]) Crozier, W. J.: The sensory reactions of Holothuria surinamensis. Zool. Jahrb., Abt. Physiol., Bd. 35, S. 233—292. 1915.

[4]) Franz, V.: Haut, Sinnesorgane und Nervensystem der Akranier. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 59, S. 401—526. 1923.

und Wasseramphibien sowie deren Larven kommen die sog. Endhügel vor, Komplexe von sekundären Sinneszellen, die an ihren distalen Enden haarförmige Fortsätze tragen und durch Stützzellen voneinander getrennt werden. Sie stehen besonders am Kopf sowie an den Barteln vieler Fische. Außerdem treten sie in besonderer gesetzmäßiger Anordnung als sog. Seitenorgane an den Seiten von Kopf und Rumpf auf. Bei den Fischen bilden sie die sensiblen Elemente der Seitenlinien, d. s. mit Schleim gefüllte Kanäle, die, wenn sie geschlossen sind, nur durch Poren mit der Außenwelt in Verbindung stehen. Ihre nervöse Versorgung erhalten die Seitenlinien aus den Lobi acustico-laterales der Medulla oblongata, wodurch sie Beziehungen zum Labyrinth zeigen, die auch noch durch andere Ähnlichkeiten wahrscheinlich gemacht werden. Verwandte Organe sind die Nervensäckchen mancher Ganoiden, die Lorenzinischen Ampullen der Haie und Rochen, und die Savischen Bläschen der Torpedoarten. Die Seitenorgane stellen Receptoren für leichte Wasserströmungen dar, durch welche die in den Kanälen befindliche Schleimmasse in Bewegung gerät und die Endhügel reizt. Die Empfindlichkeit dieser Organe ist so groß, daß damit die von festen Körpern reflektierten Wasserwellen perzipiert werden können. Ferner spielen sie eine wichtige Rolle bei dem rheotaktischen Verhalten der Fische, wovon in dem diesbezüglichen Abschnitt noch die Rede sein wird. Bei den Amphibien kommen Endhügel hauptsächlich den Larven zu, doch bleiben sie bei vielen Urodelen sowie bei der Anurengattung *Xenopus* auch im erwachsenen Zustande bestehen. Während der Zeit des Landlebens senken sie sich bei Urodelen tiefer ein und verhornen, um bei abermaligem Wasseraufenthalt ihre ursprüngliche Form wiederzugewinnen. Bei der Metamorphose gehen sie bei den Landamphibien zugrunde, und es treten an ihrer Stelle im Corium die sog. Tastflecke auf. Dies sind Gruppen von einzelnen Zellen, an die sich Nervenendigungen in Form von Netzen oder Knäueln, Tastscheiben oder Menisken anlegen. Einfache freie Nervenendigungen ohne Hilsapparate sind in der Haut der Amphibien weitverbreitet.

Wie fein die taktile Reizbarkeit mancher Amphibien ist, geht aus neueren Untersuchungen von Matthes hervor, der zeigte, daß Molche, denen Gesichts- und Geruchssinn ausgeschaltet waren, mittels ihres „Erschütterungssinnes" ihre Nahrung finden können[1]). Während bei manchen Formen einige Körperstellen besondere Tastempfindlichkeit aufweisen[2]), ist diese bei anderen mehr diffus über die ganze Haut verteilt[3]). Die Fische sollen nach Hofer[4]) nur in der Mundschleimhaut Tastpunkte aufweisen, doch haben andere Forscher[5,6,7]) eine recht feine Tastsensibilität auch an anderen Körperstellen bei verschiedenen Formen nachweisen können. Selbst bei eben geschlüpften Forellen wurde dies konstatiert[8]). Die besonders feine Berührungsempfindlichkeit der Barteln,

---

[1]) Matthes, E.: Die Rolle des Gesichts-, Geruchs- und Erschütterungssinnes für den Nahrungserwerb von Triton. Biol. Zentralbl. Bd. 44, S. 72—87. 1924.

[2]) Procter, J. B.: A note on the tail of Sperlepes fuscus. Ann. a. mag. of nat. hist. (9) Bd. 7, S. 222—223. 1921.

[3]) Sayle, M. H.: The reactions of Necturus to stimuli received through the skin. Journ. of anim. behav. Bd. 6, S. 81—102. 1916.

[4]) Hofer, B.: Studien über die Hautsinnesorgane der Fische. I. Ber. d. K. Bayr. Versuchsstat. München Bd. 1, S. 115—164. 1907.

[5]) Schiche, O. E.: Reflexbiol. Studien an Bodenfischen. I. Zool. Jahrb., Abt. Physiol., Bd. 38, S. 49—112. 1920.

[6]) Maxwell, S. S.: Stereotropic reactions of the shovel-nosed ray, Rhinobates productus. Journ. of gen. physiol. Bd. 4, S. 11—18. 1921.

[7]) Maxwell, S. S.: The stereotropisme of the dog-fish etc. Journ. of gen. physiol. Bd. 4, S. 19—28. 1921.

[8]) White, G. M.: The behav. of brook trout embryos etc. Journ. of anim. behav. Bd. 5, S. 44—60. 1915.

die vielfach angenommen wird, konnte Schiche bei *Amiurus* nicht bestätigen; er fand diese Gebilde hier sogar völlig unempfindlich gegen Berührung. Die Reaktion auf Tastreize ist vielfach von der Art der Reizung abhängig, so läßt sich der bekannte „Quakreflex" des großhirnlosen Frosches, der sich durch mechanische Reizung gewisser Hautstellen hervorrufen läßt, nur durch Berührung mit glatten abgerundeten Körpern erzielen, und einige Selachier beantworten „weiche" Reize (Fingerberührung) durch positive, „harte" (Kratzen mit einer Spitze) durch negative stereotaktische Reaktionen[1,2]). Auch der physiologische Zustand ist von Bedeutung: So hat Ach gezeigt, daß man bei männlichen Teichfröschen nur nach starker Ermüdung der Tiere den „Stirnreflex", der in einer katzenbuckelartigen Krümmung des Rückens bei Streichen der Stirnhaut besteht, veranlassen kann[3]). Die Steigerung der sexuellen Erregung durch gegenseitige mechanische Reizung spielt im Geschlechtsleben der Anamier eine große Rolle. So gehen bei vielen Fischen dem Laichakt Liebesspiele voran, bei denen die Geschlechter ihre Körper aneinanderreiben. Bei brünstigen Froschmännchen, deren Daumenschwielen besonders sensibel sein sollen, läßt sich der Klammerreflex durch Streichen der Brusthaut mit dem Finger leicht hervorrufen.

Abb. 6. Ruhestellung eines Zwergwelses (Amiurus) in einer Aquariumecke (nach Schiche).

Während viele Fische rein pelagisch leben, zeigen einige Bodenformen starke Neigung, möglichst viele Punkte („Kontaktpunkte" nach Schiche) ihres Leibes in Kontakt mit festen Körpern zu bringen [Abb. 6[4])], und positive Thigmotaxis, die sich durch Verkriechen unter Steine, Einschmiegen in Ecken usw. dokumentiert, ist bei Amphibien häufig zu beobachten. Über ihre Abhängigkeit von Licht und Temperatur bei Anuren berichten Riley[5]) und Morgan[6]). Beim Zwergwels[4]) überwiegen bei gleichzeitiger Einwirkung chemischer und taktiler Reize erstere, während zwischen Licht- und Tastreiz die Entscheidung je nach den Umständen verschieden ausfallen kann. Die große Bedeutung des Tastsinnes für Amphibien zeigt sich auch darin, daß bei Anurenlarven, die vor dem Verschwinden der äußeren Kiemen positive Thigmotaxis zeigen[7]), ein großer Teil der Bewegungsstörungen, die nach Labyrinthverlust auftreten, durch taktile Orientierung aufgehoben wird[8]).

Bei einigen Reptilien wurden in neuerer Zeit eigentümliche, mit Haaren aus Hornsubstanz ausgestattete Hautsinnesorgane beschrieben, die wohl als

[1]) Maxwell, S. S.: Stereotropic reactions of the shovel-nosed ray, Rhinobates productus. Journ. of gen. physiol. Bd. 4, S. 11—18. 1921.

[2]) Maxwell, S. S.: The stereotropisme of the dog-fish etc. Journ. of gen. physiol. Bd. 4, S. 19—28. 1921.

[3]) Ach, N.: Über die Otolithenfunktion und den Labyrinthtonus. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 86. 1901.

[4]) Schiche, O. E.: Reflexbiol. Studien an Bodenfischen. I. Zool. Jahrb., Abt. Physiol., Bd. 38, S. 49—112. 1920.

[5]) Riley, C. F. C.: Responses of young toads to light and contact. Journ. of anim. behav. Bd. 3, S. 179—214. 1913.

[6]) Morgan, A. H.: The temperature senses in the frog's skin. Journ. of exp. zool. Bd. 35, S. 83—113. 1922.

[7]) Bergauer, V.: Einige Beobachtungen über den Stereotropismus der Kaulquappen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Mechan. Bd. 101, S. 528—540. 1924.

[8]) Herter, K.: Untersuchungen über die nichtakustischen Labyrinthfunktionen bei Anurenlarven. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 19, S. 335—414. 1921.

Tangoreceptoren aufzufassen sind. Da ich auf Einzelheiten sowie auf die sich daran knüpfenden phylogenetischen Spekulationen hier nicht eingehen kann, verweise ich auf die Literatur [zu finden bei MAURER[1])]. Sonst treten bei den Reptilien außer freien Nervenendigungen die sog. Tastkörper oder Tastflecke auf, die in Aufbau und Lage den Tastflecken der Amphibien ähneln. Bei den meisten Schlangen und vielen anderen Plagiotremen soll die Zunge das hauptsächlichste, wenn nicht das einzige Tastwerkzeug sein und sogar zur Perzeption von Luftwellen, die von festen Körpern zurückgeworfen werden, dienen (?)[2, 3]). Positive Thigmotaxis ist, namentlich bei grabenden Formen, weitverbreitet, z. T. in Abhängigkeit von physiologischen Zuständen[4]).

Bei den Vögeln gibt es, neben freien Nervenendigungen in der Epidermis, die hier keine so große Rolle spielen, als Tangoreceptoren die in der Cutis gelegenen GRANDRYschen und HERBSTschen Körperchen, von denen erstere prinzipiell ähnlichen Aufbau wie die Tastflecke der Amphibien und Reptilien haben, während letztere als Lamellenkörper ausgebildet sind, d. h. sie bestehen aus dem kolbig verdickten Ende einer Nervenfaser, das von dem aus mehreren Zellen gebildeten Innenkolben umgeben ist, der noch von einem lockeren Nervennetz umsponnen wird. Das Ganze wird von zwiebelschalenartig übereinanderliegenden Zellen umkleidet. Die Verteilung und Häufigkeit dieser Körperchen läßt vielfach Beziehungen zur Lebensweise erkennen. So treten sie bei solchen Vögeln, die durch Tasten mittels des Schnabels ihre Nahrung finden, besonders an diesem und der Zunge auf (z. B. Lamellirostres, Schnepfen und Spechte). Einige Vögel besitzen in der Umgebung des Schnabels lange, borstenartige Federn (Vibrissae), in deren Bälgen viele HERBSTsche Körperchen vorkommen. Bei den Eulen dienen sie zum Abtasten der Beute beim Fressen, da das Auge bei ihnen auf kurze Entfernung versagt. Dagegen haben sie beim Ziegenmelker wohl keine Tastfunktion, sondern helfen die Öffnung des Schnabels vergrößern (HEINROTH). Der Kiwi findet Regenwürmer und die Erdlöcher, in denen diese sitzen, sowie Fleischbrocken nur durch Tasten mit der Schnabelspitze[5]). Bei Höhlenbrütern, z. B. den Spechten, besitzen die Nestjungen an den Schnabelwinkeln Wülste (Abb. 7), bei deren Berührung sie den Schnabel öffnen, in den ihnen dann die Eltern die Nahrung hineinstecken (HEINROTH).

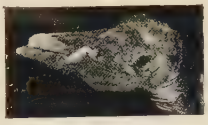


Abb. 7. Kopf eines fünf Tage alten Schwarzspechtes mit Tastwülsten an den Schnabelwinkeln (nach einem Photogramm von O. HEINROTH.)

Bei Säugern finden sich in der Hauptsache die gleichen Tangoreceptoren wie beim Menschen. Neben freien Nervenendigungen, unter denen die MEISSNERschen Körperchen besonders hervorzuheben sind, kommen zwei Haupttypen von Tastkörpern vor: die MERKELschen Körperchen, die den GRANDRYschen der Vögel ähneln, sich aber in der Epidermis finden, und die VATER-PACINIschen, die sich an die HERBSTschen anschließen, aber einen nichtzelligen Innenkolben aufweisen. Von besonderer Bedeutung als Tangoreceptoren sind bei den Säugern die Haare, an deren Basis freie Nervenendigungen herantreten, diese mehr oder weniger stark umspinnend. Durch Ausbildung eines Blutsinus im Follikel entsteht das sog. Sinushaar, das durch besondere Muskeln zu willkürlicher Bewegung

[1]) MAURER, F.: Säugetierhaare und Tastflecke. Anat. Anz. Bd. 56, S. 71—82. 1922.
[2]) WERNER, F.: Reptilien. Samml. Göschen Nr. 383. 1922.
[3]) BOULENGER, G. A.: The snakes of Europe. London 1913.
[4]) WERNER, Fr.: Beiträge zur Biologie der Reptilen und Batrachier. Biol. Zentralbl. Bd. 22, S. 737—758. 1902.
[5]) HAEUSLER, H. R.: Notes on the habits of the North Island Kiwi. The Emu Bd. 22, S. 175—178. 1923.

befähigt sein kann. Freie Nervenendigungen ohne Hilsapparate finden sich in der Cutis und Epidermis an fast allen Körperstellen. Meissnersche Körper treten an den haarlosen Handflächen und Lippen der Affen sowie an den Greifflächen des Wickelschwanzes der Neuweltaffen auf. Im Rüssel des Schweines und des Maulwurfs kommen Merkelsche Körper in großer Anzahl vor, dagegen hat sie Kolmer[1]) im Elefantenrüssel nicht nachweisen können. Die Vater-Pacinischen Körper liegen in der Cutis der oben erwähnten Organe, finden sich aber auch an den Gelenken sowie an anderen tiefergelegenen Stellen. Die Sinushaare sind nur selten über den ganzen Körper verteilt (*Hyrax*). Meist sind sie nur an exponierten Körperstellen zu finden, wie am Kopf der meisten Säuger und an den Vorderextremitäten der Formen, die diese viel zu feineren Verrichtungen benutzen. Beim Eichhorn stehen sie auch am Bauch, was wohl mit dem Klettern zusammenhängt. Schwindet das übrige Haarkleid (manche Wassersäuger), so bleiben sie meist bestehen. Am Kopf der Primaten sind sie zu finden, fehlen aber den Menschen vollkommen.

Über die Physiologie des Tastsinnes der Säuger sind wir nur sehr unvollkommen unterrichtet und zum größten Teil auf Analogieschlüsse vom Menschen her angewiesen. Als besonders tastempfinlich gelten die im Dunkeln lebenden Formen, vor allem Fledermäuse und Maulwürfe (*Condylura* besitzt an ihrem Rüssel ein sternförmiges Tastorgan). Bei der Nahrungsaufnahme des Elefanten sollen hauptsächlich Tastreize eine Rolle spielen[1]). Bei solchen Formen, die auf das Durchkriechen kleiner Öffnungen angewiesen sind (z. B. kleine Nager, Katze, Wiesel), scheinen die Sinushaare des Kopfes zur Feststellung der Weite des Durchschlupfloches zu dienen. Die große Wichtigkeit dieser Haare für die Orientierung der weißen Ratten geht aus Untersuchungen Vincents hervor[2]). Im Sexualleben der Mammalia zeigt sich die Bedeutung des Tastreizes in gegenseitigen „Liebkosungen" der Geschlechter[3]). Auch das „Sichkrauenlassen" vieler zahmer Säuger mag hiermit zusammenhängen. Es fehlt aber noch sehr an analytischen Untersuchungen hierüber.

2. Rheotaxis und Anemotaxis.

Zusammenfassende Darstellungen.

Dewitz, J.: Über den Rheotropismus der Tiere. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. S. 231–244. 1899. — Herter, K.: Tastsinn, Strömungssinn und Temperatursinn der Tiere und die diesen Sinnen zugeordneten Reaktionen. Berlin, im Erscheinen. — Jennings, H. S.: Die niederen Organismen. Übers. v. E. Mangold. Leipzig 1914. — Kafka, G.: Einführung in die Tierpsychologie. I. Leipzig 1914. — Loeb, J.: Rheotropismus und Anemotropismus. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. Bd. IV. Jena 1913. — Simroth, H.: Abriß der Biologie der Tiere. I. Samml. Göschen Nr. 131. 1913. — Wheeler, W. M.: Anemotropism and other tropisms in insects. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 8, S. 373–381. 1899.

Mit Rheotaxis bezeichnet man die Eigentümlichkeit vieler Wassertiere, eine bestimmte Körperstellung gegen die Strömung ihres Mediums einzunehmen, bzw. sich in bestimmter Richtung zu ihr fortzubewegen. Erfolgt dies so, daß das Vorderende der Richtung des Stromes entgegensteht, so spricht man von positiver, im umgekehrten Falle von negativer Rheotaxis (Dewitz benutzt

[1]) Kolmer, W.: Über die Tastorgane von Elephas indicus. Anat. Anz. Bd. 54, S. 73 bis 77. 1921.

[2]) Vincent, S. B.: The function of the vibrissae in the behavior, of the white rat. Behav. Monogr. Bd. 1, 5. 1912.

[3]) Meisenheimer, J.: Geschlecht und Geschlechter im Tierreich. Bd. I, S. 380. Jena 1921.

die entgegengesetzte Bezeichnungsweise, was jetzt jedoch nicht mehr üblich ist). Entsprechende Wachstumskrümmungen nennt man Rheotropismus. Der Reiz, der diese Reaktionen bedingt, wird durch die relative Bewegung der Wasserteilchen zum Tierkörper hervorgerufen, ist also ein mechanischer; doch kann die Einstellung auch optisch oder labyrinthär bedingt sein, oder rein physikalisch auf Grund der Körperform des Tieres erfolgen. Dann handelt es sich aber nicht um Rheotaxis. Welche dieser Faktoren oder deren Kombinationen im Einzelfalle wirken, ist oft schwer zu entscheiden. Die biologische Bedeutung der Rheotaxis liegt in der Verhinderung der Verschwemmung.

Paramäcien schwimmen in einem künstlichen Wasserstrom diesem entgegen, und die festsitzenden stellen ihr Vorderende gegen ihn ein. Die Einstellung erfolgt nach der Versuchs- und Irrtumsmethode, indem der Wasserstrom, der nicht in Richtung des Cilienschlages wirkt, phobische Reaktionen auslöst. Vorticellen[1]) verhalten sich gerade umgekehrt, indem sie sich in die Richtung des Stromes stellen. Das scheinbar entgegengesetzte Verhalten den Paramäcien gegenüber beruht darauf, daß bei diesen der normale Wimperschlag rückwärts gerichtet ist, bei den Vorticellen aber vorwärts.

Bei dem Süßwasserschwamm *Euspongilla lacustris* wachsen im fließenden Wasser die Äste in der Stromrichtung oder werden überhaupt nicht ausgebildet, während sie in ruhigem Wasser senkrecht emporstreben[2]). Hier liegt vielleicht negativer Rheotropismus vor, der auch beim Wachstum der Korallen und damit bei der Riff- und Inselbildung eine Rolle spielt. Während sich *Hydra* indifferent gegen die Strömung verhält, wurde bei *Eudendrium* positiver Rheotropismus beobachtet. Von Medusen (*Gonionemus*) sind positiv rheotaktische Reaktionen bekannt.

Die Trikladen des fließenden Wassers sind im allgemeinen stark positiv rheotaktisch und bewegen sich, wenn sie die Auswahl haben, dem stärkeren Strom entgegen. Das Vorzeichen ihrer Rheotaxis hängt z. T. auch von der Stärke der Strömung, der Temperatur und der chemischen Beschaffenheit des Wassers ab. So reagiert *Planaria dorotocephala* positiv gegen starke und negativ gegen schwache Ströme[3]). Die rheotaktische Reizbarkeit ist meist (aber nicht ausnahmslos) bei Bewohnern stark fließender Gewässer größer als bei solchen aus schwach fließenden oder stehenden, wo sie auch ganz fehlen kann[4]). Die Receptoren für den mechanischen Reiz, der die Rheotaxis bedingt, liegen nach Steinmann in den Tentakeln oder Aurikeln. Auch einige andere Würmer, z. B. Egel[5]), zeigen starke positive Rheotaxis.

Bei Arthropoden wird meist positive Reaktion beobachtet (nur bei einer nicht näher bestimmten Dipterenlarve stellte Dewitz das Gegenteil fest). Namentlich Isopoden sind hierauf eingehend untersucht worden[6])[7])[8]). Es zeigte sich, daß bei gleichzeitiger Einwirkung des Licht- und des Strömungsreizes ersterer überwiegt, daß geringe O_2- und große CO_2-Spannung sowie niedere Temperatur,

[1]) Danisch, F.: Über Reizbiologie und Reizempfindlichkeit von Vorticella nebulif. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 19, S. 133—190. 1920.

[2]) Schulze, P.: Spongiaria. Biol. d. Tiere Deutschlands. Tl. 2. Berlin 1922.

[3]) Allen, G. D.: Reversibility of the reactions of Planaria dorotocephala to a current of water. Biol. bull. Bd. 19, S. 111—125. 1915.

[4]) Steinmann, P. u. E. Bresslau: Die Strudelwürmer. Leipzig 1913.

[5]) Gee, W.: The behav. of leeches &c. Un. Calif. publ. i. zool. Bd. 11, S. 197—305. 1913.

[6]) Allee, W. C.: The effect of certain iones on rheotaxis in Asellus. Science N. S. Bd. 43, S. 142—143. 1916.

[7]) Allee, W. C.: Chemical control of rheotaxis in Asellus. Journ. of exp. zool. Bd. 21, S. 163—198. 1916.

[8]) Allee, W. C. u. S. Tashiro: Some relations between rheotax &c. Journ. of anim. behav. Bd. 4, S. 202—214. 1914.

plötzliche Temperaturerhöhung, Hunger und Ermüdung die positive Rheotaxis abschwächen, und daß der Prozentsatz der positiven Reaktionen durch KCl vergrößert und durch $CaCl_2$ verkleinert wird. Interessant ist das Verhalten einiger Insektenlarven: so lassen sich Ephemeridenlarven zwar passiv vom Strome mitführen, richten aber auf dem Boden ihren Kopf gegen ihn. Perlidenlarven gehen oft in positiv rheotaktischer Orientierung rückwärts. Häufig findet man Ansammlungen von Trichopterenlarven, bei denen alle Gehäuse parallel mit dem Vorderende dem Strom entgegen an den Untergrund angeheftet sind. Besonders ausgesprochen rheotaktisch sind die auf dem Wasserspiegel lebenden Wanzen (Gerriden, Veliiden und Hydrometriden), die sich je nach dem Grade ihrer Anpassung an die Strömung in etwas verschiedener Weise mit dem Kopf stromaufwärts einstellen. Die Reaktion ist nur durch mechanische Reize bedingt, wenigstens zeigen geblendete Tiere sie auch[1]). Die Trichopterenlarven und Wasserwanzen kommen meist in größeren Verbänden vor, so daß Dewitz es für möglich hält, daß die Vergesellschaftung oft eine Begleiterscheinung der Rheotaxis ist.

Den seltenen Fall einer transversalen rheotaktischen Einstellung beschreibt Dewitz von einer kleinen Wasserschnecke, die sich in der Ruhe auch manchmal mit der Längsachse senkrecht zur Strömung orientieren soll, während sie für gewöhnlich positiv reagiert, was auch von anderen Schneckenarten bekannt ist. Auch bei Muscheln wurde rheotaktische Orientierung festgestellt, die sich darin äußert, daß Unionen stark fließender Gewässer in bestimmter Richtung zur Strömung im Bodengrund stecken[2]).

Für die geographische Verbreitung der Fische[3]) sowie für die Wanderungen mancher Formen ist die positive Rheotaxis von größter Wichtigkeit, und es haben sich viele Forscher mit dem Problem, wie diese Einstellungsreaktion zustande kommt, beschäftigt. Auf die umfangreiche Literatur über diesen Gegenstand hier näher einzugehen, verbietet der Raum, und ich verweise auf die Arbeiten von Hofer[4]), Baglioni[5]), Loeb[6]), Mangold[7]) und Steinmann[8, 9]), in denen diese kritisch besprochen wird. Jetzt ist die Frage, hauptsächlich durch Hofer und Steinmann, wohl in dem Sinne gelöst, daß sowohl Strömungsreize als auch labyrinthäre, taktile und optische die Einstellung bedingen. Ferner spielen auch noch physikalische Kräfte, die den Fischkörper passiv bewegen, eine Rolle. Der optische Reiz kommt wohl nur in sehr geringem Maße in Frage, desgleichen der Tastreiz (Bodenfische). Labyrinthreize werden nur dann wirksam, wenn die Strömung so stark ist, daß sie den Fisch aus seiner Lage bringt. Die Perzeption der Wasserströmung als solche erfolgt durch die Organe der Seitenlinie (s. S. 77).

[1]) Essenberg, Ch.: The habits of the water-strider &c. Journ. of anim. behav. Bd. 5, S. 397—402. 1915.

[2]) Jordan, H.: Einfluß des bewegten Wassers auf die Gestaltung der Muscheln usw. Biol. Zentralbl. Bd. 1, S. 392—399. 1881/82.

[3]) Chidester, F. E.: Studies on fish migration. II. Americ. naturalist Bd. 56, S. 373 bis 380. 1922.

[4]) Hofer, B.: Studien über die Hautsinnesorgane der Fische. I. Ber. d. K. Bayr. Versuchsstat. München Bd. 1, S. 115—164. 1907.

[5]) Baglioni, S.: Seitenorgane der Fische und Amphibien. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. Bd. IV. 1913.

[6]) Loeb, J.: Rheotropismus und Anemotropismus. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. Bd. IV. Jena 1913.

[7]) Mangold, E.: Seitenorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. Bd. IV. 1913.

[8]) Steinmann, P.: Untersuchungen über die Rheotaxis der Fische. Verhandl. d. dtsch. zool. Ges. Bd. 24. 1914.

[9]) Steinmann, P.: Über die Bedeutung des Labyrinths und der Seitenorgane für die Rheotaxis usw. Verhandl. d. naturforsch. Ges. Basel Bd, 25. 1914.

Auf Reizung der Seitenlinie durch die Strömung reagiert der Fisch durch bestimmte Flossenstellungen, wodurch er physikalisch durch den Strom in die positive Stellung gedreht wird. Für die positive Rheotaxis der Amphibien und deren Larven dürfte wohl im wesentlichen das gleiche gelten wie für die Fische[1]).

Ein Beispiel von positiver Rheotaxis bei Warmblütern stellt nach Dewitz die Wasseramsel dar, die ja bekanntlich auf dem Grunde der Gewässer umherlaufen kann, wobei sie sich nach Tschudi vorzugsweise dem Strom entgegen bewegt.

Viele fliegende Insekten orientieren sich nach den Strömungen der Luft, was Wheeler als Anemotropismus bezeichnet. Da es sich aber um Einstellungsreaktionen frei beweglicher Tiere handelt, spricht man besser von Anemotaxis. Einige Dipteren mit Schwebeflug und solche, die in tanzenden Schwärmen fliegen, zeigen besonders deutlich eine Einstellung entgegen der Windrichtung. Stubenfliegen, die von einem warmen Luftstrom getroffen werden, kriechen diesem entgegen und bleiben, dem Boden angepreßt, lange Zeit in positiver Stellung sitzen. Auch sollen Fliegen, die sich auf in Bewegung befindliche Fahrzeuge setzen, den Körper parallel zur Fahrtrichtung und den Kopf in diese richten[2]). Das Vorzeichen der Anemotaxis kann sich auch nach der Stärke der Luftströmung ändern: so sollen einige Heuschrecken bei schwachem Winde mit diesem und bei starkem ihm entgegenfliegen. *Drosophila* kriecht einem künstlichen Luftstrom entgegen, fliegt aber mit ihm[3]). Bei den Paarungsgewohnheiten der Dipteren spielt anemotaktische Orientierung eine große Rolle[4]). Loeb nimmt an, daß die anemotaktische Einstellung optisch erfolgt, doch scheint mir das sehr unwahrscheinlich, namentlich auch, da sie nach Wheeler von der Phototaxis ganz unabhängig sein soll.

Auch beim Wanderflug der Vögel soll nach manchen Autoren anemotaktische Orientierung von Bedeutung sein, doch ist diese nach den neueren Ergebnissen der Vogelzugforschung nur gering[5]). Daß ruhende Seevögel (Möwen und Seeschwalben) sich bei starkem Winde so setzen, daß dieser sie von vorn trifft, habe ich oft beobachtet.

---

[1]) Steinmann, P.: Über die Bedeutung des Labyrinths und der Seitenorgane für die Rheotaxis usw. Verhandl. d. naturforsch. Ges. Basel Bd. 25. 1914.

[2]) McDermott, F. A.: Note on the reaction of the housefly to air currents. Journ. of anim. behav. Bd. 5, S. 73—74. 1915.

[3]) Cole, W. H.: The reaction of Drosophila &c. to gravity, centrifugation and air currents. Journ. of anim. behav. Bd. 7, S. 71—80. 1917.

[4]) Gruhl, K.: Paarungsgewohnheiten der Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 122, S. 205—280. 1924.

[5]) Lucanus, F. v.: Die Rätsel des Vogelzuges. Langensalza. 2. Aufl. 1923.

Vergleichende Physiologie der Tangoreceptoren bei Pflanzen.

Haptotropismus, Seismonastie, Traumatotropismus usw. bei Pflanzen.

Von

Peter Stark

Freiburg i. Br.

Den verschiedenartigen mechanischen Eingriffen gegenüber kann man im wesentlichen drei mehr oder minder deutlich voneinander abgegrenzte Sensibilitäten unterscheiden: Berührungsreizbarkeit, Erschütterungsreizbarkeit und Wundreizbarkeit. Je nach den durch die entsprechenden Reize ausgelösten Reaktionen lassen sich dann die jeweils erzielten Reizerfolge wieder in drei verschiedene Kategorien unterordnen: Tropismen, das sind Krümmungsbewegungen, bei denen die Krümmungsrichtung in Beziehung steht zu der Angriffsrichtung des Reizes, Nastien, das sind Krümmungsbewegungen, bei denen die Reaktion in einer innerlich vorgeschriebenen Ebene erfolgt, unabhängig von der Reizrichtung, und Taxien, das sind Ortsveränderungen, die durch einseitig wirkende Reize bedingt sind und wie bei den Tropismen zu einer durch die Reizrichtung bestimmten Einstellung führen. Die damit gegebene Gliederung läßt sich indessen nicht allenthalben scharf durchführen, weil sowohl zwischen Erschütterungsreizbarkeit und Berührungsreizbarkeit, sowie auch zwischen Tropismen und Nastien mannigfache Übergänge bestehen und für einzelne Glieder des Schemas noch keine sicheren Beispiele vorliegen.

1. Berührungsreizbarkeit (Kontaktreizbarkeit).

Die Berührungsreizbarkeit in Form von *Haptotropismus* tritt uns in charakteristischer Weise entgegen bei den Greifbwegungen der Ranken. Vor allem Darwin[1]) und Pfeffer[2]) verdanken wir entscheidende Beobachtungen. Die Greifbewegungen äußern sich darin, daß die Ranken eine Krümmung nach der berührten Flanke zu ausführen, die bei starkem Reiz so weit fortschreitet, bis die Ranke korkzieherartig aufgerollt erscheint und sich in vielen Windungen um den berührenden Gegenstand legt. Nach Pfeffer genügt eine Belastung mit einem Baumwollfaden von 0,00025 mg, um bei empfindlichen Objekten

[1]) Darwin: Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen. Übers. v. Carus. Stuttgart 1876. -- Darwin: Insektenfressende Pflanzen. Übers. v. Carus. Stuttgart 1876.

[2]) Pfeffer: Untersuch. a. d. Bot. Inst. Tübingen Bd. 1. 1881/85.

(Passiflora) eine deutliche Reaktion zu erzielen; einmaliges leichtes Streichen führt bei vielen Gattungen zu einer sicheren Krümmung. Diese Krümmung erscheint unter optimalen Verhältnissen schon nach wenigen Sekunden (Cyclanthera 5—6 Sekunden) und schreitet oft so rasch fort, daß das Aufrollen mit bloßem Auge beobachtet werden kann. Die Reaktion bleibt nicht auf die gereizte Stelle beschränkt, vielmehr kann sie nach oben und unten etwa 1 cm über die Berührungszone hinausgreifen. Mit der Stärke des Eingriffes nimmt die Reaktion bis zu einer bestimmten Grenze zu; bei dauerndem Reiz findet jedoch ein Rückgang der Krümmung statt. Als eine sekundäre Folge der Reizung ist es anzusehen, daß einige Zeit, nachdem die Rankenspitze gegriffen hat, auch die Basis sich einrollt, und zwar im entgegengesetzten Sinne, was biologisch derart gedeutet wird, daß der Sproß an die Stütze herangezogen und die durch die Aufrollung der Spitze infolge ihrer Festlegung erzeugte Torsion ausgeglichen werden soll. Außerdem erfolgt einige Zeit nach dem Greifen eine ebenfalls biologisch leicht zu verstehende mechanische Versteifung des Rankengewebes.

Die Reizbedingungen sind im einzelnen von Pfeffer näher aufgeklärt worden[1]). Er konnte zeigen, daß es im wesentlichen darauf ankommt, daß diskrete Punkte mit verschiedener Intensität gereizt werden, daß also ein mosaikartiges Druckgefälle erzeugt wird. Schlagen mit Gelatine, die sich der Oberfläche gänzlich anschmiegt, Einwirkung eines Quecksilber- oder Wasserstrahls, Schleudern usw. sind wirkungslos. Das sind dieselben Bedingungen, wie sie dem „Kitzelreiz" in der menschlichen Physiologie entsprechen. Damit ist, wie unten gezeigt wird, eine deutliche Abgrenzung gegen die Erschütterungsreizbarkeit gegeben.

Im einzelnen verhalten sich die Ranken, die sich phylogenetisch zum Teil von Sprossen (Passiflora, Cissus), zum Teil von Blättern (Cobaea, Eccremocarpus, Cucurbita) ableiten, verschieden. Man hat danach früher allseits- und einseitsempfindliche Ranken unterschieden. Fitting[2]) hat aber gezeigt, daß diese Bezeichnung unzutreffend ist, daß die Sensibilität allseitig besteht und nur die Reaktionsfähigkeit im letzten Fall einseitig beschränkt ist. Reizt man nämlich solche Ranken auf Bauch- und Gegenflanke gleich stark, dann bleibt eine Reaktion aus, was nicht der Fall sein könnte, wenn der einen Flanke die Empfindlichkeit abginge. Weiterhin verdanken wir Fitting Angaben über den Mechanismus der Rankenkrümmung. Er fand, daß das mittlere Wachstum beschleunigt wird (bis 160%) und daß die Gegenflanke viel stärker wächst als die Reizflanke. Da der Reiz erst in die Gegenflanke geleitet sein muß, ehe dort die Beschleunigung einsetzt, und da die Reaktion schon wenige Sekunden nach der Berührung erfolgt, so kann man daraus auf die Reizleitungsgeschwindigkeit schließen.

Von anatomischen Besonderheiten ist zu erwähnen, daß die Epidermiszellen mancher Ranken sog. Fühltüpfel aufweisen, Einwölbungen in die Außenwand, die von Plasma erfüllt sind und öfters einen Krystall enthalten. Nach Pfeffer handelt es sich hier um Sinnesorgane, die für eintretende Deformationen besonders empfindlich sind.

Die Rankenpflanzen stellen phylogenetische Endpunkte der Entwicklung dar, insofern es hier zur Ausbildung eines lediglich im Dienste des Greifens stehenden Organs gekommen ist. Die biologische Gruppe der Kletterpflanzen zeigt uns zahlreiche Zwischenstadien: auf dem einen Ast Zweigklimmer mit hochempfindlichen, aber noch blättertragenden Zweigen, auf dem anderen Ast

[1]) Pfeffer: Untersuch. a. d. Bot. Inst. Tübingen Bd. 1. 1881/85.
[2]) Fitting: Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 38. 1903.

Blattspreitenklimmer, Blattstielkletterer und Blattspitzenkletterer mit besonders hervorgezogener, dem Festhalten dienenden Blattspitze[1]). Daß dies zum Teil nicht bloß ideelle, sondern wirkliche Entwicklungsglieder sind, gibt die Gattung Clematis (Waldrebe) zu erkennen, wo eine kontinuierliche Entwicklungsreihe von Blattstielkletterern zu richtigen Rankenpflanzen vorhanden ist. Dementsprechend lassen sich hier auch alle Grade der Empfindlichkeit feststellen. Darüber existieren schon Angaben bei Darwin. Neuere Untersuchungen [Stark[2])] haben gezeigt, daß die Empfindlichkeit bzw. Reaktionsfähigkeit innerhalb des greifenden Organs recht variabel verteilt ist. Es ist meist ein ganz ausgeprägtes Maximum auf der Unterseite des Stieles bzw. auf der Seitenflanke vorhanden. Reizt man z. B. Clematis Jackmanni auf Oberseite und Unterseite im Verhältnis 50 : 5, dann finden noch ausschließlich Reaktionen nach unten statt.

In all diesen Fällen steht das Greifen in direktem Zusammenhange mit der kletternden Lebensweise. Bei Drosera[3]) dagegen dient es dem Insektenfang. Als Greiforgane treffen wir hier Tentakeln, die über die ganze Blattspreite verteilt sind. Eine solche Tentakel besteht aus Stiel und Köpfchen. Das Köpfchen nimmt den Reiz auf, und es ist hervorzuheben, daß auch hier in der Epidermis sehr charakteristische Fühltüpfel vorhanden sind. Die Reaktion wird vom Stiel vollzogen. Es liegt hier also eine Trennung von Perzeptionszone und Reaktionszone vor. Die Empfindlichkeit ist von derselben Art wie bei den Ranken. Wenn ein Insekt sich auf das Blatt niederläßt, dann beginnen sich die Tentakeln nach innen zu krümmen. Der Erfolg ist oft schon nach wenigen Sekunden bemerkbar. Verfolgt man den Vorgang längere Zeit, dann erkennt man, daß nicht bloß die direkt gereizten Tentakeln an der Reaktion teilnehmen, sondern daß sich auch die abliegenden nach der Beute hin krümmen, so daß schließlich ein Bild zustande kommt, daß man treffend mit den Speichen eines Rades verglichen hat. Der Reiz wird also durch die Spreite weitergeleitet. Auf einen solchen zugeleiteten Reiz können auch Tentakeln antworten, die ihres Köpfchens beraubt sind, während solche auf einen direkten Reiz nicht mehr ansprechen. Beachtung verdient nun die Tatsache, daß bloß die indirekt gereizten Tentakeln tropistisch reagieren, die direkt gereizten sich aber stets nach innen, d. h. nach der Blattmitte wenden. Diese Reaktion ist daher als *haptonastisch* zu bezeichnen. Wir begegnen also nebeneinander bei ein und demselben Organ der Befähigung zu beiden Reaktionsweisen.

Neuere Untersuchungen [Stark[4])] haben gezeigt, daß die Kontaktreizbarkeit viel allgemeiner verbreitet ist, als man bisher annahm, und daß sie keineswegs auf jene Fälle beschränkt ist, wo sie im Dienste bestimmter biologischer Aufgaben steht. Bei Blatt- und Blütenstielen, Laubsprossen und Inflorescenzachsen, ja selbst bei Wurzeln — wie übrigens schon Newcombe gezeigt hat[5]) — treffen wir sie bei zahlreichen Pflanzen an. Die besten Untersuchungsobjekte stellen die schnell wachsenden, im Dunkeln etioliert gezogenen Keimlinge vieler Getreidearten dar.

Versuche mit gleichzeitiger Reizung opponierter Pflanzen haben hier ergeben, daß das Webersche Gesetz in weitgehendem Maße Gültigkeit besitzt [Stark[6])]. Die Dosierung besteht darin, daß man mit der glatten Kante eines Korkstäbchens

[1]) Schenck: Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen. Jena 1892.

[2]) Stark: Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 61. 1922.

[3]) Darwin: Insektenfressende Pflanzen. Übers. v. Carus. Stuttgart 1876. — Pfeffer: Untersuch. a. d. Bot. Inst. Tübingen Bd. 1. 1881/85.

[4]) Stark: Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 57. 1917. (Kontaktreizbarkeit.)

[5]) Newcombe: Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. 17. 1904.

[6]) Stark: Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 57. 1917. (Kontaktreizbarkeit.) — Stark: Ebenda Bd. 58. 1919. (Webersches Gesetz.)

eine bestimmte Streichzahl (5, 10 usw.) verabreicht. Es ergibt sich nun, daß dann, wenn man die Differenz der Streichzahl konstant hält, also die opponierten Flanken im Verhältnis 2 : 1, 10 : 8, 20 : 18 usw. reizt, der Erfolg stetig abnimmt; hält man aber das relative Verhältnis konstant, reizt man also im Verhältnis 2 : 1, 10 : 5, 20 : 10 usw., dann ist der Erfolg, nach der Zahl der Reaktionen bemessen, gleich, wie aus den beiden folgenden Tabellen zu ersehen ist, wo die Zahl der Reaktionen bei jeder einzelnen Serie in Prozenten angegeben ist. In der zweiten Tabelle halten sich diese Prozentsätze, abgesehen von den letzten Gliedern, wo Überreizung anzunehmen ist, konstant. Die Versuche beziehen sich auf Panicum.

Tabelle 1. Absoluter Unterschied der Streichzahlen gleich.

Absoluter Unterschied = 1		Absoluter Unterschied = 5		Absoluter Unterschied = 10	
Streichzahl	Reaktionen pro Serie	Streichzahl	Reaktionen pro Serie	Streichzahl	Reaktionen pro Serie
1 : 0	78%	5 : 0	92%	10 : 0	90%
2 : 1	55%	10 : 5	53%	20 : 10	59%
5 : 4	34%	20 : 15	31%	50 : 40	33%
10 : 9	31%	50 : 45	6%	100 : 90	0%
20 : 19	0%	100 : 95	0%		

Tabelle 2. Relatives Verhältnis der Streichzahlen gleich.

Relatives Verhältnis 5 : 1		Relatives Verhältnis 2 : 1		Relatives Verhältnis 5 : 4	
Streichzahl	Reaktionen pro Serie	Streichzahl	Reaktionen pro Serie	Streichzahl	Reaktionen pro Serie
5 : 1	80%	2 : 1	55%	5 : 4	34%
10 : 2	71%	10 : 5	50%	10 : 8	30%
20 : 4	74%	20 : 10	59%	20 : 16	29%
50 : 10	81%	50 : 25	57%	50 : 41	33%
100 : 20	85%	100 : 50	20%	100 : 80	7%

Weiterhin hat sich für solche Keimlinge das Resultantengesetz als gültig erwiesen [Stark[1])]. Reizt man zwei Flanken, die sich nicht gegenüberliegen, mit gleicher Reizmenge (gleicher Streichzahl), dann erfolgt eine Reaktion in der Ebene der Winkelhalbierenden. Stuft man die Reizmengen gegeneinander ab, dann stellen sich die Krümmungen in jene Ebene ein, die durch das Parallelogramm der Kräfte eindeutig festgelegt ist. Ein solcher Erfolg tritt auch dann ein, wenn drei und mehr Reizflanken gleichzeitig mit verschiedener Intensität gereizt werden. Die Mittelwerte ganzer Versuchsserien weichen nur in Bruchteilen von Winkelgraden von dem theoretischen Betrag ab. Dieses Resultantengesetz ist deshalb von Bedeutung, weil es uns in den Stand setzt, die Verteilung der Empfindlichkeit bzw. des Reaktionsvermögens auf den verschiedenen Flanken zu ermitteln; denn sowie ein Organ physiologisch nicht mehr radiär ist, müssen sich Abweichungen von der theoretischen Krümmungsebene ergeben. So zeigt es sich, daß, wenn man bei manchen Clematisarten Oberseite und Seitenflanke des Blattstiels gleich stark reizt, eine fast reine Seitenkrümmung einsetzt, und daß die Oberseite einen sehr starken Überschuß erhalten muß, wenn die Krümmung in die Winkelhalbierende fallen soll. Das Verhältnis der Streichzahlen bildet dann ein exaktes Maß für die Differenz der Sensibilität bzw. des Reaktionsvermögens in den beiden Flanken.

[1]) Stark: Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 58. 1919. (Resultantengesetz.) — Stark: Ebenda Bd. 61. 1922.

Schließlich sei noch erwähnt, daß die Reizbedingungen bei den Keimlingen nicht ganz dieselben sind wie bei den Ranken; denn bei diesen Keimlingen führt Reiben mit einem Gelatinestäbchen sowie einseitige Wirkung eines Wasserstrahls ebenfalls zu einem Erfolg, wenngleich der Ausschlag ganz wesentlich herabgesetzt ist. Dieses Verhalten ist deshalb von großer Bedeutung, weil es eine Überleitung zur Erschütterungsreizbarkeit darstellt.

Berührungsempfindlichkeit scheint auch den Spermatozoiden von Fucus zuzukommen, und zwar äußert sie sich hier, wo es sich um einzellige frei bewegliche Zustände handelt, in Form einer taktischen Reaktion, die man als *Haptotaxis* (*Thigmotaxis*) bezeichnet, und die zu einer Ansammlung auf festen Gegenständen führt. Es bestehen hier Beziehungen zum Stereotropismus im Tierreich.

2. Erschütterungsreizbarkeit.

Das klassische Beispiel für Erschütterungsreizbarkeit stellt die Sinnpflanze (Mimosa pudica) dar. Die Reaktionen treten hier an den doppelt gefiederten Blättern zutage, und zwar spielt sich der Vorgang in folgender Weise ab. Reizt man ein Fiederblättchen durch Stoß, dann klappen zunächst die Fiederpaare nach oben zusammen, und zwar nicht bloß die durch den Reiz direkt betroffenen, sondern die Reaktion pflanzt sich mit großer Geschwindigkeit von Paar zu Paar fort, und bei starker Reizung schlägt der Blattstiel mit seinem Gelenk nach unten. Sowohl die Reaktion des Blattstiels als auch die der Fiederblättchen erfolgt in einer innerlich vorgeschriebenen Ebene unabhängig von der Angriffsrichtung des Reizes. Es handelt sich also um eine typische Nastie (*Seismonastie*). Zur Charakterisierung des Reaktionsvorgangs sei noch folgendes hervorgehoben: Die Bewegung setzt unmittelbar nach der Reizung ein, die Reaktionszeit beträgt nur Bruchteile von Sekunden. Desgleichen pflanzt sich die Reaktion mit sehr großer Geschwindigkeit fort. Schon die leiseste Berührung genügt, um gleich den vollen Bewegungsausschlag hervorzurufen. Es handelt sich also im Gegensatz zu den Ranken um eine „Alles- oder Nichtsreaktion". Das gilt indessen nicht allgemein. Bei jungen Blättern oder im Zustand der Narkose gibt es nach der Stärke des Eingriffs gestaffelte Reaktionen. Ferner hat sich gezeigt, daß bei Reizung mit elektrischen Induktionsschlägen eine Summation unterschwelliger Reize stattfindet, bei der die Einzelstöße mehrere Sekunden auseinanderliegen können. Ferner tritt bei solcher lange währenden intermittierenden Reizung Erhöhung der Schwelle und wiederum Staffelung der Reaktion ein[1]). Nach Untersuchungen von Linsbauer[2]) treten hierbei Ermüdungserscheinungen zutage, die an diejenigen im Tierreich erinnern.

Hier bei Mimosa wirkt im Gegensatz zu den Ranken jede plötzliche Deformation krümmungsauslösend. Stöße, Erschütterungen allgemeiner Natur, Schlagen mit Gelatine und Einwirkung eines Wasserstrahls lösen die charakteristische Reaktion aus. Das sind die typischen Merkmale der Erschütterungsreizbarkeit.

Es verdient hervorgehoben zu werden, daß nicht bloß die Fiederblättchen für direkten Stoß empfindlich sind, sondern daß ein ganz besonders hohes Maß der Sensibilität dem Gelenkpolster des Hauptblattstiels zukommt, an dem sich sog. Fühlborsten befinden, die ihrem ganzen Bau und ihrer nachweisbaren Funktion nach als Sinnesorgane zur Aufnahme der Erschütterungreize betrachtet werden können.

Der Mechanismus der Bewegung beruht darauf, daß bei der Reizung aus bestimmten Zellen des Gelenkpolsters Wasser in die Intercellularen austritt,

[1]) Brunn: Beitr. z. Biol. d. Pflanzen Bd. 9. 1908.
[2]) Linsbauer: Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 62. 1923.

was sich durch eine Verfärbung des Gelenkes zu erkennen gibt. Es handelt sich also im Gegensatz zu den Ranken nicht um eine Wachstumsreaktion, sondern um eine Variationsbewegung, die insofern reversibel ist, als die Zellen nach Ablauf der Reizkette wieder in den alten Zustand zurückkehren. Die Weiterleitung des Reizes innerhalb der Blätter und von Blatt zu Blatt beruht darauf, daß durch diesen Wasseraustritt eine Druckwelle erzeugt wird. Stellt man vor der Reizung einen Einschnitt in die Achse des gereizten Organs her, dann kann man tatsächlich beobachten, wie nach erfolgtem Stoß ein Tropfen aus der Wundstelle herausgepreßt wird. Die Reizleitung erfolgt also in diesem Falle rein physikalisch durch Weitergabe einer Druckwelle. Nach dem Verhalten bei traumatonastischer Reizung (Ricca) kann man freilich vermuten, daß hierbei auch chemische Stoffe mitwirken, die gleichzeitig mit dem Wasser austreten. An Mimosa schließen sich eine ganze Menge weiterer Leguminosen sowie Oxalidaceen an, nur daß die Erscheinungen hier nicht so auffällig sind.

Während die biologische Bedeutung der seismonastischen Reaktion bei Mimosa noch umstritten ist, steht sie bei Dionaea im Dienste des Insektenfangs. Diese Pflanze besitzt rundliche Blätter, die sich um die Mittelrippe wie um ein Scharnier zusammenklappen können. Auf diese Weise entsteht ein geschlossener Hohlraum, der an der Randzone noch durch die kammartig ineinandergreifenden Stacheln abgedichtet ist. Auch hier kann der ganze Vorgang durch Induktionsstöße hervorgerufen werden, auch hier findet Summierung unterschwelliger Reize statt und, was ganz besonders bemerkenswert ist, die Einzelstöße können hier bis 3 Minuten auseinanderliegen. Reizbar ist die ganze Blattoberseite; jedoch erhält man die besten Erfolge, wenn die auf jeder Laminaseite in der Dreizahl vorhandenen Fühlborsten getroffen werden. Wie bei Mimosa, so handelt es sich auch bei Dionaea um eine Variationsbewegung[1]). Nur eine leichte Abwandlung des Dionaeatypus tritt uns bei der Venusfliegenfalle (Aldrovandia) entgegen[2]).

An dritter Stelle seien hier die seismonastischen Reaktionen erwähnt, die in der Blütenregion vieler Pflanzen auftreten und mit dem Befruchtungsvorgang im Zusammenhang stehen. Am bekanntesten sind die Bewegungen der Cynareenstaubfäden[3]). Diese sind mit ihren Beuteln zu einem Hohlzylinder verwachsen, der wie ein Mantel den Griffel umhüllt. Im reifen Zustand kontrahieren sich die Staubfäden bei der leisesten Berührung, wobei der Pollen an die nunmehr zum Vorschein kommende „Griffelbürste" abgestreift wird und dort von den Insekten abgeholt werden kann. Die Reaktion, die auch hier schon unmittelbar nach der Reizung sichtbar wird, beruht wie bei Mimosa auf Wasseraustritt aus bestimmten Zellen der Staubfäden, und dabei kann eine Verkürzung bis zu 30% eintreten. Auch bei zahlreichen anderen Pflanzenfamilien wurden seismonastische Reaktionen bei Antheren beobachtet, die sich nach Haberlandt[4]) in eine ganze Reihe von Typen eingliedern lassen. So krümmen sich die Antheren von Berberis und Opuntia stets nach innen, die von Sparmannia stets nach außen. Wichtig aber ist, daß deutliche Übergänge zu tropistischem Verhalten vorliegen; so reagiert Portulaca stets negativ, Abutilon stets positiv *seismotropistisch*. In vielen Fällen zeichnen sich die Staubgefäße durch „Fühlpapillen" aus. Manchmal sollen sogar ganze Antheren als Sinnesorgane fungieren.

---

[1]) v. Guttenberg: Flora. Bd. 118/19. 1925.
[2]) Czaja: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 206. 1924.
[3]) Pfeffer: Physiol. Untersuchungen. Leipzig 1873.
[4]) Haberlandt: Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize. Leipzig 1901.

An die reizbaren Staubgefäße schließen sich die reizbaren Narben von Mimulus, Goldfußia usw. an, die bei der Berührung nach oben zusammenklappen [Lutz[1])]. Der Reiz kann hier von der einen Narbe auf die andere übertragen werden.

Sichere Beispiele für Seismotaxis sind bisher im Pflanzenreich noch nicht zutage getreten.

3. Die Wundreizbarkeit.

A. Traumatotropismus. Traumatotropische Reaktionen sind im Pflanzenreich ebenso weitverbreitet wie haptotropische. Sie waren früher im wesentlichen nur bei Wurzeln bekannt [Darwin[2])], neuerdings sind sie aber auch in sehr weitgehendem Maße bei Sprossen, Blattstielen und Inflorescenzachsen nachgewiesen worden [Stark[3])]. Die Wurzeln zeigen negativen Traumatotropismus, und zwar liegt hier eine Trennung von Perzeptions- und Reaktionszone vor. Reizempfindlich ist in höherem Maße nur die äußerste Wurzelspitze; die Krümmung dagegen wird von der einige Millimeter davon abliegenden Wachstumszone ausgeführt. Bei den übrigen Organen treffen wir fast durchweg positiv traumatotropisches Verhalten an. Die Wundkrümmungen werden ausgelöst durch die verschiedenartigsten Eingriffe: einseitige Stiche, Schnitte, Abziehen der Oberhaut, leichtes Ansengen und Betupfen mit Höllenstein, auch Amputation von Organteilen sind wirksam. Entscheidend ist, daß irgendwelche Zellen zum Absterben gebracht werden. Durch Variation der Versuchsbedingungen läßt sich zeigen, daß tatsächlich die Verwundung als solche das wirksame Moment ist, nicht etwa Unterbrechung des Stofftransportes, erhöhte Transpiration usw. Über den Mechanismus der Wundkrümmungen ist zu sagen, daß es sich nicht etwa bloß um eine Hemmung des Wachstums auf der Wundflanke handelt; zunächst ist bei den traumatotropischen Reaktionen der Wurzeln das Wachstum gerade auf der Wundflanke beschleunigt; aber auch für den positiven Traumatotropismus kommt eine solche Deutung nicht in Frage. Einmal zeigten Messungen, daß diese Krümmungen sowohl mit beschleungigtem als auch mit verlangsamtem Wachstum vollzogen werden können. Maßgebend ist hier bloß die Stärke des Eingriffs. Wäre die Krümmung ferner nur ein sekundärer, durch die mechanischen Verhältnisse bedingter Nebenerfolg, dann wäre nicht verständlich, daß durch Narkose zwar die Perzeption, nicht aber das Reaktionsvermögen sistiert wird [Stark[3])]. Daß es sich hier aber in Wahrheit um einen komplizierten Reizvorgang handelt, zeigen vor allem die ganz auffälligen Reizleitungsvorgänge. Die Distanz, die hierbei zurückgelegt werden kann, erreicht bei Freilandpflanzen mehrere Dezimeter. Man kann beobachten, wie in diesem Fall die Reaktionen häufig von dem Blattstiel auf den Sproß übergreifen und umgekehrt. Besonders auffällig aber sind die Fälle, wo bei opponierten Blattpaaren bei einseitiger Verletzung des einen eine korrespondierende Bewegung auch im anderen folgt.

Auch bei Keimpflanzen, insbesondere solchen von Gramineen, kann man sehr schöne Beispiele von Reizleitung feststellen. Bei Panicum ist der ganze Keimling reizempfänglich; die Krümmung aber wird in erster Linie von der Hypokotylspitze ausgeführt. Da sich die darüberbefindliche Koleoptilspitze überhaupt nicht krümmt, so sind bei Koleoptilverletzungen Reaktionszone und Perzeptionszone vollständig voneinander getrennt. Verletzt man einen Panicumkeimling ganz oben an der Koleoptilspitze und ganz unten an der Hypo-

[1]) Lutz: Zeitschr. f. Botanik Bd. 3. 1911.
[2]) Darwin: Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Übers. v. Carus. Stuttgart 1881.
[3]) Stark: Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 57. 1917. (Traumatotropismus.)

kotylbasis, und zwar gegensinnig, dann erscheint zunächst eine dem Spitzenreiz entsprechende Reaktion in der Hypokotylspitze, und dann findet nach einiger Zeit ein Umschlag statt; es spielen sich also die beiden zugeleiteten Reizreaktionen hintereinander ab. Weitgehende Reizleitung ermöglicht es auch, daß selbst die Verwundung ausgewachsener Zonen von einem Erfolg begleitet ist. Die Reaktion erscheint dann mitunter in sehr weiter Entfernung von dem Angriffsort.

Neuere Erfahrungen [STARK[1])] haben erwiesen, daß der Wundreiz wie übrigens auch der Kontaktreiz auch über tote Strecken geleitet werden können. Versuchsobjekte waren Gramineenkeimlinge, deren Spitze durch einen glatten Schnitt abgetragen und dann wieder mit Gelatine festgeklebt wurde. Fügt man nun an der Spitze eine einseitige Verletzung hinzu[2]), dann erscheint eine zunächst lokale Krümmung, die basalwärts über die Trennungsfläche von Spitze und Stumpf hinausgreift. Eine Variation der Versuchsbedingungen ergibt, daß es offenbar bestimmte Stoffe (wohl Wundhormone) sind, durch deren Diffusion der Reiz weitergetragen wird. Dafür spricht die Tatsache, daß man denselben Effekt erreicht, wenn man Keimlinge glatt dekapitiert und an den Schnittrand einseitig Fragmente von verletzten Geweben ansetzt, ja sogar, wenn man dazu ein aus verletzten Keimlingen gewonnenen Extrakt verwendet. Eine solche Diffusion findet auch statt, wenn man zwischen Spitze und Stumpf ein Plättchen spanischen Rohrs einfügt, das mit Gelatine imprägniert ist und bis 1 mm dick sein kann. Daß diese Stoffe spezifischen Charakter besitzen, geht aus der Tatsache hervor, daß dann, wenn man nicht die zugehörige Spitze verwendet, sondern Spitzen von anderen Individuen, Arten, Gattungen und Unterfamilien, der Erfolg gesetzmäßig mit der systematischen Distanz abnimmt.

Es steht mit der vorgetragenen Auffassung im Einklang, wenn N. NIELSEN[3]) für die Avenakoleoptile fand, daß die Reizleitung auf der Wundflanke selbst stattfindet. Die Frage nach der chemischen Natur der wirksamen Stoffe hat auch nach den eingehenden Versuchen von H. SEUBERT[4]) keine eindeutige Aufhellung erfahren. Daß der Reizleitungsmechanismus bei Keimwurzeln derselbe ist, wird durch Versuche von SNOW[5]) nahegelegt.

B. Traumatonastie. Wie für die Seismonastie so bildet Mimosa pudica auch für die Traumatonastie das auffälligste Beispiel. Äußerlich ist das Reaktionsbild genau dasselbe mit dem Unterschied nur, daß Verletzungen (Ansengen, Anschneiden usw.) viel nachhaltiger wirken und viel ausgedehntere Reizleitungsvorgänge zur Folge haben. Tatsächlich kann ein Zusammenschlagen der Fiederblättchen und ein Senken des Blattstiels nicht bloß durch Verletzung des Blattes selbst, sondern auch durch eine solche des Sprosses, ja sogar der Wurzel hervorgerufen werden; und es kann im günstigsten Falle erreicht werden, daß alle Blätter der Pflanze an der Reaktion teilnehmen. Der Leitungsweg beträgt hierbei bis zu einem halben Meter. Nach den Untersuchungen von FITTING[6]) und HABERLANDT[7]) wird der Reiz nicht bloß über narkotisierte und bis auf 0° abgekühlte, sondern auch über völlig abgetötete Strecken geleitet — eine Beteiligung der lebenden Zellen ist also auch hier wie beim Traumatotropismus nicht erforderlich. Bis vor kurzem hat man sich über die Reizleitung folgende Vorstellungen

[1]) STARK: Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 60. 1921.
[2]) Durch die Schnittfläche selbst wird kein tropistischer Reiz ausgeübt, da ja die Dekapitationswunde gleichmäßig alle Flanken ringsum trifft.
[3]) NIELSEN: Dansk. Bot. Ark. Bd. 4. 1924.
[4]) SEUBERT, H.: Zeitschr. f. Botanik Bd. 17. 1925.
[5]) SNOW: Ann. of botany Bd. 38. 1924.
[6]) FITTING: Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 44. 1907.
[7]) HABERLANDT: Das reizleitende System der Sinnpflanze. 1890.

gebildet: Wie bei der Weitergabe des seismonastischen Reizes, so soll auch hier die Leitung auf hydrostatischem Wege zustande kommen, nur mit dem Unterschied, daß dabei nicht eine Druckwelle, sondern infolge des Wasseraustritts bei der Verletzung eine Zugquelle im Innern der Pflanze entsteht, so daß es sich also um eine rein physikalische Fortleitung des Reizanlasses, verbunden mit einer stets neu erfolgenden Auslösung von Blatt zu Blatt, handeln würde. Diese Reizleitung ist an bestimmte Elemente in den Gefäßbündeln gebunden, ob es sich dabei um die Gefäße selbst, die Siebröhren oder noch andere Zellen handelt, ist noch nicht sichergestellt. Dieser Anschauung ist neuerdings Ricca[1]) entgegengetreten. Aus der Tatsache, daß an abgeschnittenen Sprossen von Mimosa Spegazzini, deren Blätter sich von dem Eingriff erholt, d. h. wieder ausgebreitet haben, Sprossen also, deren Röhrensystem nach unten offen ist, durch neue Verletzungen wieder eine neue Reaktion erzeugt werden kann, schloß er, daß die Druckverhältnisse nicht das Entscheidende sein können, vielmehr nimmt er an, daß es auch hier auf die Diffusion bestimmter, durch die Verwundung erzeugter Stoffe ankomme. Dafür spricht folgender Versuch: Sprosse werden abgeschnitten und Spitze und Stumpf durch eine horizontal gelegte, wasserführende Glasröhre miteinander verbunden. Dann wird der Stumpf verletzt. Es ergibt sich nun die sehr bemerkenswerte Tatsache, daß durch die Glasröhre hindurch der Reiz weitergegeben wird, und daß die darüberbefindlichen Blätter in Reaktion treten. Die Beobachtung zeigte nun, daß nach dem Eingriff aus der Schnittfläche des Stumpfes eine grüne Flüssigkeit in die Röhre eintritt und sich bis an die Schnittfläche des Spitzenstücks ausbreitet. Erst dann, wenn der Übertritt in das Spitzenstück erfolgt ist, zeigt sich die Reaktion in den Blättern. Weiterhin: stellt man abgeschnittene Sprosse in Wasser und fügt, nachdem die Blätter sich erholt haben, der Flüssigkeit Extrakt von verletzten Mimosasprossen bei, dann klappen die Blättchen ebenfalls zusammen. Man kann also auch hier mit dem Extrakt allein den ganzen Erscheinungskomplex auslösen, und wir gelangen somit zu denselben Schlüssen wie bei dem Traumatotropismus.

Die Befunde Riccas haben keine ungeteilte Anerkennung erfahren (Seidel[2]). Indessen ist inzwischen Snow[3]) bei einer anderen Mimosaart (M. pudica) unter viel günstigeren Versuchsbedingungen (Tropen) zu einer weitgehenden Bestätigung gelangt. Der schwierigste Punkt war die Tatsache, daß die Reizleitungsgeschwindigkeit so hoch ist, daß die Annahme, die Reizstoffe könnten so rasch durch den Sproß transportiert werden, auf Bedenken stieß. Hier setzen die Versuche Snows ein. Er konnte dartun, daß Farblösungen, die in die abgeschnittene Sprosse eintauchten, tatsächlich mit einer der Reizleitung entsprechenden Schnelligkeit emporsteigen und daß alle Faktoren, die das Saftsteigen hemmen, auch die Reizleitungsgeschwindigkeit herabsetzen. Wie der Reiz, so vermögen auch die Farbstoffe in absteigender Richtung zu wandern. Das gilt aber nur für die Leitung im Sproß. In den Blattstielen liegen besondere Verhältnisse vor, hier ist die Leitung tatsächlich an den Siebteil geknüpft und der Modus des Fortschreitens noch nicht eindeutig geklärt. Wir vermögen also noch kein einheitliches Bild zu zeichnen.

Eingehende Versuche von Fitting[4]) haben gezeigt, daß traumatonastische Reaktionen auch bei Ranken auftreten können. Sie rollen sich nach innen auf, wenn man sie irgendwie verletzt; nur ist es notwendig, daß die Verwundung die Gefäßbündel erreicht. Oberflächliche Verletzungen sind wirkungslos. In

[1]) Ricca: Nuovo giorn. bot. ital. Bd. 23. 1916.
[2]) Seidel: Beitr. z. allg. Botanik Bd. 2. 1923.
[3]) Snow: Proceed. Roy. Soc. B. Bd. 96. 1924.
[4]) Fitting: Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 39. 1904.

manchen Fällen (Lathyrus) erfolgt diese Reaktion auch dann, wenn nicht die Ranken selbst, sondern die Tragsprosse angeschnitten werden.

C. Traumatotaxis. Bei verschiedenen Objekten (z. B. in Blättern der Zwiebelschale) ist beobachtet worden, daß durch Verwundungen eine traumatotaktische Ansammlung der Zellkerne an dem Wundrand veranlaßt wird. Allem Anschein nach sind es Stoffe, die von den verletzten Zellen erzeugt werden und nach den unverletzten diffundieren, welche die Reaktion auslösen. Jedenfalls konnte Ritter[1]) zeigen, daß dasselbe Reaktionsbild entsteht, wenn unverletzte Zwiebelschalen mit Wundextrakt bestrichen werden. Auf diese Weise wird es möglich, Traumatotropismus, Traumatonastie und Traumatotaxis unter demselben Gesichtspunkte zu betrachten und an die Reizbarkeit gegenüber chemischen Einflüssen anzugliedern.

Negative Traumatotaxis gibt z. B. Schimper[2]) für die Chlorophyllkörner an.

---

[1]) Ritter: Zeitschr. f. Botanik Bd. 3. 1911.
[2]) Schimper: Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 16. 1885.

Die Tangoreceptoren des Menschen.

Von

M. v. Frey

Würzburg.

Mit 8 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Weber, E. H.: Der Tastsinn und das Gemeingefühl, in Wagners Handwörterbuch der Physiologie, 3. Bd., 2. Abteil., S. 481—588. Braunschweig 1846. — Dasselbe als besondere Schrift gedruckt, VIII und 143 Seiten, Braunschweig 1851; ferner in Ostwalds Klassikern der exakten Wissenschaften Nr. 149, IV und 156 Seiten, Leipzig 1905. — Funke, O.: Der Tastsinn und die Gemeingefühle, in L. Hermanns Handbuch der Physiologie, 3. Bd., 2. Teil, S. 289—414, Leipzig 1880. — Hering, E.: Der Temperatursinn, Ebenda 3. Bd., 2. Teil, S. 415—439. — Sherrington, C. S.: in Textbook of Physiology, 2. Bd., Edinburgh und London 1900. Cutaneous Sensations S. 920—1001; The Muscular Sense S. 1002—1025. — Thunberg, T.: Physiologie der Druck-, Temperatur- und Schmerzempfindungen, in Nagels Handbuch der Physiologie des Menschen, Leipzig 1905—1910, 3. Bd., S. 647—733 und Ergänzungsbd. S. 113—124.

Als Tangoreceptoren der Haut und der unterliegenden Gewebe können alle Sinneseinrichtungen bezeichnet werden, die bei der Berührung der Körperteile unter sich oder mit anderen Körpern in Erregung geraten. Es würde demnach auch angängig sein, die Einrichtungen für die Temperatur- und Schmerzempfindung ihnen zuzuordnen, so daß sie die Gesamtheit der Reizempfänger umfassen, mit denen der Tastsinn im weiteren oder klassischen Sinne ausgestattet ist[1]). An dieser Stelle wird der Begriff jedoch enger gefaßt, indem er sich nur auf solche Sinneseinrichtungen beziehen soll, welche auf die mechanischen Folgen der Berührung ansprechen. Völlig scharf ist aber auch diese Bestimmung nicht, da ja die Organe des Temperatur- und Schmerzsinnes gleichfalls mechanisch erregbar sind. Es ist ferner zu bedenken, daß die Erregung der Tangoreceptoren vermutlich nicht unmittelbar durch den mechanischen Eingriff erfolgt, sondern durch Vermittlung eines chemischen Zwischenprozesses (s. u. S. 105).

Es bedarf kaum der Erwähnung, daß hier unter Receptoren nicht nur jene Einrichtungen gemeint sind, die den reizenden Vorgang in den physiologischen umsetzen — Empfänger nach v. Kries[2]) —, sondern das ganze Sinneswerkzeug bis hin zu den Orten psychophysischen Geschehens, also mit Einschluß der „Übermittler“ und „Empfinder“ (v. Kries).

[1]) Man vergleiche hierzu E. H. Weber: Tastsinn und Gemeingefühl, neu herausgeg. v. E. Hering in Ostwalds Klassikern d. exakt. Wiss. Nr. 149.

[2]) Kries, J. v.: Allgemeine Sinnesphysiologie. Leipzig: Vogel 1923.

I. Die Tangoreceptoren der Haut und gewisser Schleimhäute.

Bedingungen und Erscheinungen ihrer Reizung.

Die hierher gehörigen Sinneseinrichtungen sind dadurch gekennzeichnet, daß sie vier Arten oder Formen von Empfindungen vermitteln, die als Druck, Berührung, (oberflächlicher oder Haut-) Kitzel und Schwirren bekannt sind. Am wichtigsten nach Häufigkeit und biologischer Bedeutung sind die Druckempfindungen, die daher dem ganzen Sinnesgebiet den Namen gegeben haben. Er ist hergeleitet von dem äußeren Eingriff, der zumeist zu ihrer Erregung dient, ist aber keineswegs bezeichnend für den in der Haut stattfindenden Vorgang der Auslösung. Druck als solcher wird nicht oder nur unter gewissen Bedingungen vorübergehend empfunden. Der Druck, unter dem sich die Haut in der Luft oder im Wasser befindet, die Spannung, die sie durch den Blut- und Gewebsdruck erfährt, wird nicht bewußt. Das gleiche gilt für die Änderungen dieser Drucke vorausgesetzt, daß sie sich gleichmäßig über größere Flächen erstrecken [Meissner[1]), v. Frey[2]), v. Frey und Kiesow[3])]. Örtlich begrenzte Druckänderungen selbst sehr geringfügiger Natur werden dagegen im allgemeinen wahrgenommen.

1. Deformation.

Man kann demnach als *eine* der Bedingungen für das Auftreten von Druckempfindungen aufstellen, daß der in der Haut vorhandene Druck eine örtliche Störung erleidet, was immer stattfindet, wenn die Haut deformiert wird. Wie diese Deformation erfolgt, ist gleichgültig, sei es von innen heraus (Puls, Gliederbewegungen) oder aber durch eine von außen wirkende Kraft. Gleichgültig ist auch, ob die Deformation durch Druck gegen die Haut oder aber durch Zug an ihr entsteht [v. Frey[4]), Clark[5])]. Die Erfahrung hat gelehrt, daß es nicht möglich ist, drückende und ziehende Einwirkungen aus der Empfindung heraus zu unterscheiden, sofern nicht durch verschiedene Stärke und Ausdehnung der Deformation oder durch die Art, wie die deformierende Kraft angreift (z. B. Aufheben einer Hautfalte), Hilfen gegeben sind [Hacker[6]), v. Frey[7])], die durch das hochentwickelte räumliche Unterscheidungsvermögen der Haut verwertet werden.

Nach dem eben Ausgeführten läßt sich die Erregung des Drucksinnes darstellen als eine Funktion des Spannungs- oder Druckgefälles im Innern der Haut[8]) oder in Zeichen:

$$e = f\left(\pm \frac{dp}{dx}\right),$$

wo e die Erregung, p den in der Haut herrschenden Druck und x den Abstand des Empfängers von dem Angriffspunkt des Reizes (meist ein Punkt der Hautoberfläche) bedeuten. Die Druckänderung nach der Tiefe oder das Spannungsgefälle ist mit doppeltem Vorzeichen versehen, um anzudeuten, daß Druck und Zug in ihrer erregenden Wirkung einander gleichwertig sind.

---

[1]) Meissner, G.: Zeitschr. f. rat. Med., 3. Reihe, Bd. 7, S. 92. 1859.
[2]) v. Frey: Abh. d. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 23, S. 236. 1896.
[3]) v. Frey u. Kiesow: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 20, S. 144. 1899.
[4]) v. Frey: Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 49, S. 462. 1897.
[5]) Clark, G. P.: Americ. journ. of physiol. Bd. 1, S. 346. 1898.
[6]) Hacker, F.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 61, S. 255. 1913.
[7]) v. Frey: Zeitschr. f. Biol. Bd. 63, S. 356. 1913.
[8]) v. Frey u. F. Kiesow: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 20, S. 153. 1899.

Abb. 8 soll an einem Normalschnitt veranschaulichen, wie ein auf die Haut gesetztes Gewicht in dieselbe einsinkt und eine veränderte Spannungsverteilung hervorruft. Die ausgezogenen Linien sind Kurven gleicher Zugspannung, die gestrichelten Linien Kurven größten Druckgefälles.

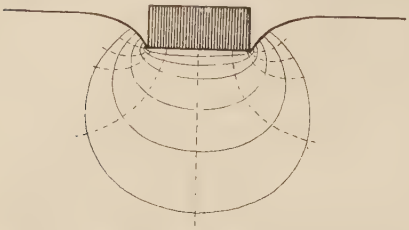


Abb. 8. Zug- und Druckspannungen in der Haut infolge eines aufgesetzten Gewichtes.

2. Deformationsgeschwindigkeit.

Außer der eben genannten Bedingung muß der wirksame Reiz noch zwei weitere erfüllen: Es müssen die Größe der Deformation und die Geschwindigkeit ihres Eintrittes gewisse kleinste Werte (Schwellenwerte) überschreiten, wie das ganz allgemein für jede Art von Reiz und für jedes erregbare Gebilde als gültig erkannt ist. Wie groß der Wert des eben wirksamen Spannungsgefälles ist, hat sich bisher nicht feststellen lassen, dagegen kann die Arbeit gemessen werden, die schwellenmäßige Druckreize an der Haut ausüben. Davon wird im Abschnitt 9 die Rede sein. Die Bedeutung der Deformationsgeschwindigkeit ist daran zu erkennen, daß sehr langsam stattfindende Deformationen der Haut, wie sie z. B. in den Jahren des Wachstums oder bei ganz allmählichen Änderungen der Gliederstellung auftreten, nicht zur Wahrnehmung gelangen.

Die Abhängigkeit der Reizschwellen von der Deformationsgeschwindigkeit ist von v. Frey[1]) mit Hilfe einer kleinen Federwage (Schwellenwage) untersucht worden, wobei für eine Reizfläche von 21 qmm folgende Werte gefunden worden sind:

Belastungesgschwindigkeit in g/sek.	*Belastungsschwellen* in g
0,75	2,50
1,2	—
1,7	1,25
2,6	0,50
3,5	0,41
4,4	0,33
5,3	0,25
6,25	0,25

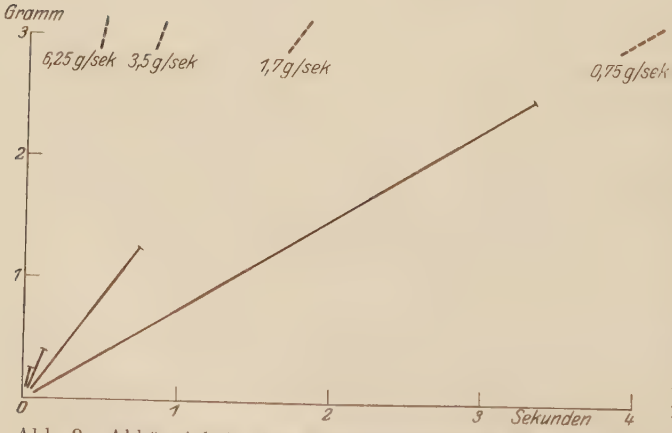


Abb. 9. Abhängigkeit des Schwellengewichtes (in Gramm) von der Belastungsgeschwindigkeit (in g/sek). Reizfläche 21 qmm.

Vier dieser Werte sind in Abb. 9 zur Darstellung gebracht, wobei die Zeit nach rechts, die Kraft des auf die Haut ausgeübten Reizes nach oben aufgetragen sind. Die Neigung der vom Anfangspunkt des Koordinatensystems ausgehenden Linien entspricht also den Deformationsgeschwindigkeiten, die Höhe, bis zu der sie ansteigen, der Deformationstiefe. Sinkt die Deformationsgeschwindigkeit auf $^1/_8$ des größten Wertes, so wächst die Deformationstiefe auf das Zehnfache. Bemerkenswert ist, daß in diesem und

[1]) v. Frey: Abhandl. d. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 23, S. 189. 1896.

anderen derartigen Versuchen zwischen den Deformationsgeschwindigkeiten 5,3 und 6,25 g/Sek. kein merklicher Unterschied in bezug auf ihre Wirkung gefunden worden ist, was wohl so zu deuten sein dürfte, daß hier Deformationsgeschwindigkeiten erreicht sind, gegen welche die Geschwindigkeit der Anpassung des Empfängers nicht mehr in Betracht kommt. Entstehen dagegen die Deformationen langsamer, so hat die Anpassung Zeit dem Reize mehr oder weniger entgegenzuwirken, wodurch steigende Deformationen erforderlich werden.

3. Anpassung.

Die Anpassung, Gewöhnung oder Adaptation an den Reiz, eine allgemeine Eigenschaft der Sinnesorgane, ist bei den einzelnen sehr verschieden deutlich ausgeprägt. Bei dem Drucksinn äußert sie sich darin, daß ein konstanter Reiz, etwa ein auf die Haut gesetztes Gewicht, zwar anfangs eine deutliche Empfindung hervorruft, mit der Zeit aber immer weniger bemerkbar wird. Da die *Nerven* des Drucksinns sich in dieser Richtung ganz anders verhalten (s. u. S. 108), muß sie im wesentlichen eine Eigenschaft der Empfänger sein. Über den ihr möglicherweise zugrunde liegenden Vorgang wird später (Abschnitt 10) zu sprechen sein. Versuche über den Verlauf der Anpassung haben v. Frey und Goldman[1]) ausgeführt. Sie setzten an einer Hautstelle einen durch 4 Sekunden gleichmäßig anhaltenden, von Zeit zu Zeit wiederkehrenden Reiz (Dauerreiz) und ließen in denselben, an anderer Stelle des Versuchsfeldes, einen Momentreiz fallen, dessen Stärke so einzustellen war, daß sie der des Dauerreizes in dem Augenblicke des Momentreizes gleich erschien. Indem diese Einstellungen in einer Folge von Versuchsreihen für eine Anzahl von Zeitpunkten des Dauerreizes durchgeführt wurden, konnte der Verlauf der Anpassung sozusagen abgetastet werden.

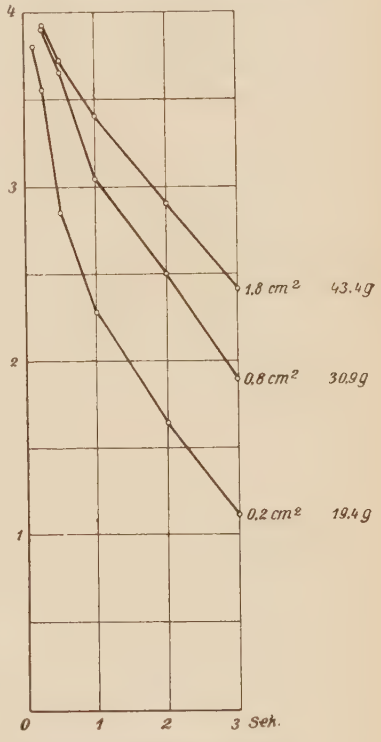


Abb. 10. Verblassen der Druckempfindungen während (3 Sek.) andauernder Reizung in ihrer Abhängigkeit von Reizfläche und Reizstärke.

Die Versuche ergaben, daß bei den benutzten Reizflächen ($^1/_5$ bis $^9/_5$ qcm) die Stärke des Dauerreizes in 4 Sekunden schon auf $^3/_5$ bis $^1/_5$ des anfänglichen Wertes herabsinkt, und daß die Schnelligkeit des Absinkens von der Stärke und namentlich von der Fläche des Dauerreizes abhängt (vgl. Abb. 10). Dieses Verhalten läßt sich verstehen, wenn man bedenkt, daß starke und großflächige Reize besonders befähigt sind sich auszubreiten, indem die durch sie gesetzte Deformation infolge der Verdrängung von Gewebssaft sich allmählich vertieft. Diese langsame Zunahme der Deformation läßt sich experimentell nachweisen[2]); sie führt zum Übergreifen des Reizes auf weitere Flächenelemente der Haut und damit zu einer Verlängerung der Empfindung.

Infolge der Anpassung kommt die Wahrnehmung eines Dauerreizes früher oder später zum Erlöschen. Wird nun der Reiz entfernt, so kann eine neue Emp-

[1]) v. Frey u. Goldman: Zeitschr. f. Biol. Bd. 65, S. 183. 1914.
[2]) v. Frey u. Goldman: Zeitschr. f. Biol. Bd. 65, S. 197. 1914.

findung — die *Entlastungsempfindung* — auftreten, die durch eine erregungsfreie Zeitspanne von der Belastungsempfindung getrennt ist[1]). Ganz entsprechend der Erfahrung, daß Zug wie Druck wirkt, d. h. daß die Richtung des in der Haut gesetzten Druckgefälles für den empfindungsmäßigen Erfolg gleichgültig ist (vgl. unter 1), ist die Entlastungsempfindung qualitativ gleich der Belastungsempfindung. Sie ist nur schwächer, weil die Rückkehr der Haut zur ursprünglichen Spannungsverteilung nicht so rasch geschieht wie ihre Störung durch den Reiz.

Die Anpassung führt bei längerdauernder oder wiederholter Reizung zur Erhöhung der Reizschwelle, was bei Schwellenbestimmungen wohl zu beachten ist. Stein[2]) hat bei Nervenleidenden die Schwellen in einem Grade schwankend gefunden, der weit über das normale Verhalten hinausgeht und einen Zustand darstellt, den er als „Schwellenlabilität" bezeichnet. Während die normale Anpassung als eine periphere Erscheinung, als eine Eigenschaft der Empfänger anzusehen ist, weisen mehrere Besonderheiten der Schwellenlabilität eher auf eine zentrale Veranlassung.

4. Anstieg der Erregung.

Nach den Erfahrungen in anderen Sinnesgebieten (optisch, akustisch) ist anzunehmen, daß auch die Druckempfindung eine gewisse Zeit benötigt, um ihre volle Stärke zu erreichen. Die eben erwähnten Versuche von v. Frey und Goldman geben darüber keine Auskunft, sie lehren nur, daß die Anstiegszeit der Empfindung kürzer sein muß als $^1/_8$ Sekunde. Eine dieser Frage gewidmete Untersuchung von Arps[3]) hat zur Reizgebung eine Einrichtung von so großer Trägheit benutzt, daß ihre Ergebnisse nicht als gesichert gelten können. Die leichte Ansprechbarkeit des Drucksinnes durch vibrierende Reize spricht ebenfalls im Sinne einer sehr geringen Trägheit der Empfänger.

5. Reaktionszeiten.

Die älteren Versuche zur Bestimmung der Reaktionszeit der Druckempfindung sind fast ausnahmslos mit elektrischen Reizen ausgeführt, d. h. ohne Gewähr für die Ausschließung schmerzhafter Erregungen. Auch fehlte die Möglichkeit, muskuläre und sensorielle Reaktion zu trennen, da der Unterschied zwischen beiden erst 1888 entdeckt wurde. Kiesow[4]) hat zuerst Versuche mit ausschließlichen Druckreizen von abgestufter Stärke mitgeteilt, die für die muskuläre Reaktion Zeiten von 0,15—0,17, für die sensorielle von 0,24—0,26 Sek. ergaben, je nach der Reizstärke. Noch kleinere Werte haben v. Kries und Auerbach[5]) gefunden (0,12—0,15 Sek.), so daß muskuläre Reaktion mit Sicherheit anzunehmen ist. In jüngster Zeit haben Felix und v. Frey[6]) die Reaktionszeiten des Kitzels an der Stirne gemessen, die sich mit 0,14 und 0,15 den obigen Werten sehr gut einfügen. Der Reizort scheint nicht von wesentlichem Einfluß zu sein, wie schon v. Kries und Auerbach fanden (S. 356). Bemerkenswert ist, daß die haptischen Reaktionszeiten mit Ausnahme von Wundt stets kleiner gefunden worden sind als die optischen und ungefähr von derselben Größe wie die akustischen (v. Kries und Auerbach S. 359).

[1]) v. Frey: Abh. d. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 23, S. 183. 1896; Zeitschr. f. Biol. Bd. 63, S. 345. 1913.
[2]) Stein, H.: Dtsch. Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. 80, S. 57. 1923.
[3]) Arps, G. F.: Wundts Psycholog. Studien Bd. 4, S. 431. 1909.
[4]) Kiesow, F.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 35, S. 8. 1904.
[5]) v. Kries, J. u. F. Auerbach: Arch. f. Physiol. 1877, S. 356.
[6]) Felix, K. u. v. Frey: Zeitschr. f. Biol. Bd. 78, S. 49. 1922.

6. Reizflächen.

A. Großflächige Reize. Die von dem Reize erfaßte Hautfläche ist für den Erfolg von erheblicher Bedeutung, und zwar sowohl hinsichtlich ihrer Größe wie ihrer Lage. Es ist zweckmäßig, die Wirkung groß- und kleinflächiger Reize getrennt zu betrachten. Kleinflächig mögen Reize heißen mit einer Wirkungsfläche von 1 qmm und weniger, großflächig von 0,2 qcm aufwärts. Hier wird bei etwa 2 qcm eine obere Grenze erreicht, über die hinaus die Reizflächen sich der Haut mit ihren Wölbungen, Dellen und Furchen nicht mehr genügend anschmiegen lassen. Es empfiehlt sich bei längerdauernden Versuchen die Innehaltung der gewählten Reizfläche dadurch sicherzustellen, daß man Scheiben von Messingblech von der gewünschten Größe auf die Haut des Versuchsfeldes klebt und auf deren Mittelpunkt die zur Reizung erforderlichen Kräfte einwirken läßt.

Wirken Reize von gleicher Kraft auf verschieden große Flächen, so ist der Reiz mit kleinerer Fläche der wirksamere, wie zu erwarten, da auf die Einheit der kleineren Fläche mehr Kraft trifft. Man könnte daher vermuten, daß es nur nötig ist, die Kraft proportional der Fläche wachsen zu lassen, um gleiche Wirkungen zu erzielen. Diese Frage ist von Hansen einer Prüfung unterzogen worden[1]) mit dem Ergebnis, daß eine annähernd gleiche Wirkung der Reize dann erreicht wird, wenn nicht das Verhältnis Kraft/Reizfläche, sondern das Verhältnis Kraft/Durchmesser oder Kraft/Umfang der Reizfläche konstant gehalten wird. Dieses Verhalten ist insofern verständlich, als mit wachsender Reizfläche das Spannungsgefälle unter ihr mehr und mehr abnimmt und damit die Bedingungen für die Erregung der Nervenenden des Drucksinnes zunehmend ungünstiger werden[2]). Es ist daher zu vermuten, daß es im wesentlichen die Randteile der Reizfläche sein werden, von denen die reizende Wirkung ausgeht, und daß diese annähernd konstant bleibt, wenn auf die Längeneinheit des Umfanges stets dieselbe Kraft kommt. Die Versuche von Hansen und neuere mit dem gleichen Verfahren von Weizsaecker[3]) durchgeführte haben indessen diese Vermutung nur teilweise bestätigt, denn trotz Konstanz des Verhältnisses Kraft/Halbmesser der Reizfläche sind die größeren Flächen den kleineren noch deutlich überlegen (vgl. Abb. 11) wohl deshalb, weil mit Zunahme der Zahl gereizter Nervenenden die zentralen Verstärkungserscheinungen (s. u.) sich mehr und mehr bemerklich machen.

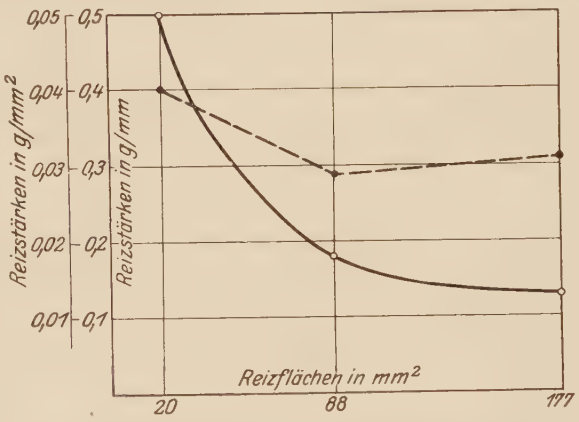


Abb. 11. Abhängigkeit der in Druckwerten (g/qmm) bzw. in Spannungswerten (g/mm) gemessenen Schwellenreize von der Reizfläche. Nach K. Hansen.

Großflächige Reize bringen auf den bevorzugten Tastflächen entsprechend deren dichter Benervung im allgemeinen eine größere Wirkung als anderwärts

[1]) Hansen, K.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 62, S. 536. 1913.
[2]) v. Frey: Abh. d. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 23, S. 225. 1896.
[3]) v. Weizsaecker, V.: Dtsch. Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. 80, S. 159. 1923.

hervor. Werden aber die auf sie wirkenden Kräfte (Gewichte) so klein, daß sie auf den behaarten Flächen nicht auf die Haut niedersinken, vielmehr von den Haaren getragen werden, so kehrt sich das Verhältnis um. So fanden Aubert und Kammler[1]) mit Holundermarkscheibchen von 9 qmm Fläche mit wenigen Milligramm Gewicht durchweg niedrigere Reizschwellen auf den behaarten als auf den unbehaarten Flächen. Rasiert man die Haut oder klebt man die Reizfläche, wie oben beschrieben, auf der Haut fest, so behaupten die Tastflächen ihren Vorrang.

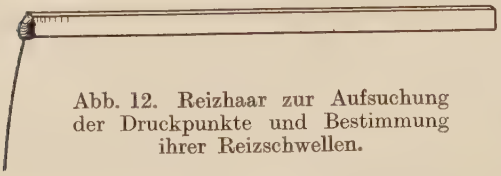


Abb. 12. Reizhaar zur Aufsuchung der Druckpunkte und Bestimmung ihrer Reizschwellen.

B. Kleinflächige Reize werden meist in Form geeichter Reizhaare angewendet (vgl. Abb. 12). Für den vorliegenden Zweck hat es sich am vorteilhaftesten erwiesen, die Eichung nach Spannungswerten vorzunehmen, die gewonnen werden, indem man die (maximale) Kraft des Haares auf seinen Halbmesser bezieht, wobei als Maßeinheit der Wert 1 g/mm angenommen wird[2]).

7. Druckpunkte, Dichte derselben.

Bei Verwendung von Reizhaaren treten sehr auffällige Unterschiede in der Erregbarkeit benachbarter Flächenelemente der Haut zutage, bedingt durch das Vorhandensein von Orten oder Punkten hoher Erregbarkeit, die von Blix als *Druckpunkte* bezeichnet worden sind[3]). Auf den meisten Hautflächen läßt sich mit einem Reizhaare von dem Spannungswert 1 etwa die Hälfte der vorhandenen Druckpunkte, mit Reizhaar 2 nahezu alle auffinden. Hierbei wird vorausgesetzt, daß der Reiz so genau wie möglich auf die empfindlichen Orte gerichtet ist, was ohne Zeitverlust nur dann gelingt, wenn diese Orte auf Grund vorhergegangener Prüfungen mit etwas stärkeren Reizen mit Farbpunkten bezeichnet sind. Innerhalb behaarter Hautflächen findet man die Druckpunkte stets über den Haarbälgen in etwa 0,2 mm Abstand von der Austrittsstelle des Haares aus der Oberhaut. Es gibt wohl Haarbälge ohne Druckpunkt, aber keine Druckpunkte ohne Haarbalg, wie kürzlich mitgeteilte Versuche von Strughold[4]) gelehrt haben. Eine Ausnahme von dieser Regel machen nur die Grenzgebiete zwischen behaarten und unbehaarten Flächen, wie z. B. die Volarseite des Handgelenkes. Für die ersteren gilt im allgemeinen der Satz, daß Dichte der Behaarung und Dichte der Druckpunkte zusammengehen.

Angaben über die *Dichte des menschlichen Haarkleides* liegen mehrfach vor [v. Brunn[5]), v. Frey[6]), Kiesow[7])]. Sie liegen zwischen den Werten 300 qcm für die Kopfhaut [Scheitelgegend v. Brunn, Exner[8])] und 10 qcm für die Wade (v. Frey). Bei den Zählungen sind wohl stets nur die Grannen- oder Mittelhaare[9]) der Gruppen berücksichtigt. Zieht man in Betracht, daß die Haare einem regelmäßigen Wechsel unterliegen, also zur Zeit einer Zählung niemals vollzählig vorhanden sein können und daß, wenn das Grannenhaar fehlt, die begleitenden (hellen) Wollhärchen leicht der Beobachtung entgehen, so wird

[1]) Aubert, H. u. A. Kammler: Moleschotts Untersuch. Bd. 5, S. 145. 1858.
[2]) v. Frey: Abh. d. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 23, S. 208 u. 228. 1896. — v. Frey: in Tigerstedts Methodik Bd. III, 1. Abt., S. 14. 1914.
[3]) Blix, M.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 21, S. 154. 1885.
[4]) Strughold, H.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 78, S. 201. 1923.
[5]) v. Brunn, A.: Handb. d. Anat. (Bardeleben) Bd. V, Abt. 1, S. 30.
[6]) v. Frey: Abh. d. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 23, S. 222. 1896.
[7]) Kiesow, F.: Wundts Philos. Studien Bd. 19, S. 282. 1902.
[8]) Exner, S.: Wien. klin. Wochenschr. 1896, Nr. 14.
[9]) Stoehr, Ph.: Verhandl. d. anat. Ges. 1907, S. 153.

man annehmen dürfen, daß die Zählungen stets hinter der Wirklichkeit zurückbleiben. Zählt man in einem abgegrenzten Hautgebiet die Haare so sorgfältig wie möglich und bringt dann auf diese Fläche eine Dosis von Diphenylarsinchlorid, die nicht eine zusammenfließende Rötung sondern nur eine solche der Haarbälge bewirkt, so findet man stets mehr Bälge, als man vorher ohne diesen Behelf hat nachweisen können. Indem v. Frey die Haardichte bzw. die Dichte der Druckpunkte für den menschlichen Körper mit Ausschluß des Kopfes im Mittel zu 25 qcm annahm, und die Körperoberfläche zu 2 qm, kam er auf $^1/_2$ Million Haare für Rumpf und Glieder. Auch diese Zahl dürfte zu klein sein.

Ein anderer Weg zur Schätzung ergibt sich aus der Untersuchung von Litmanen und Salenius[1]). Sie bestimmten die Zahl der empfindlichsten Druckpunkte innerhalb Flächenstücken, die in möglichst gleichmäßiger Verteilung aus den verschiedenen Hautbezirken gewählt waren. Sie kommen auf diese Weise zu 80 000 Druckpunkten höchster Empfindlichkeit auf der ganzen Körperoberfläche mit Ausschluß der behaarten Kopfhaut. Nimmt man nach den Ermittlungen v. Freys an[2]), daß die empfindlichsten Punkte $^1/_8$ der Gesamtzahl ausmachen, so würde sich die letztere auf 640 000 berechnen. Die Differenz der beiden Schätzungen wäre auf die Druckpunkte der Gesichtshaut zu beziehen.

Folgende Orte der Körperoberfläche entbehren regelmäßig der Druckpunkte: Hornhaut und Bindehaut des Auges[3]), Eichel des männlichen Gliedes[4]). An diesen Stellen sind daher kleinflächige Reize von einer Stärke, die anderwärts Berührungs- und Druckempfindung auslöst, wirkungslos, wenn Ausbreitung der Reize bzw. der Deformationen über die Grenzen des tauben Gebietes vermieden wird. Stärkere Reize erzeugen dort Schmerz. Auf dem Auge ist allerdings die Schmerzschwelle so niedrig, daß schon die leiseste Berührung unangenehm empfunden wird. Rechnet man die Schleimhaut des Verdauungskanals zur Körperoberfläche, so ist auch sie hier anzuführen, weil ihr zum größten Teil — von der Kardia bis zum After — der Drucksinn fehlt[5]). Erworbene Lücken in der Verteilung der Druckpunkte über die Haut — durch narbige Veränderungen, Ausfall von Nervenzweigen — lassen sich in verschiedener Ausdehnung nahezu bei jedem Menschen nachweisen[6]).

8. Mittlere Schwellen der Druckpunkte.

Bestimmt man innerhalb eines abgegrenzten Hautgebietes mittels geeichter Reizhaare die Schwellen sämtlicher Druckpunkte, addiert die Schwellenwerte und dividiert durch die Zahl der Druckpunkte, so erhält man die *mittlere Schwelle* der Punkte dieses Gebietes. Auf solche Weise fand v. Frey auf einer Fläche von nahezu 10 qcm der Wade mit 73 Druckpunkten die mittlere Schwelle zu 1,44 g/mm, auf einer Fläche von 16 qcm der Beugeseite des Handgelenks mit 303 Druckpunkten die mittlere Schwelle zu 1,27 g/mm. Eine größere Zahl von derartigen Bestimmungen, die sich auf zahlreiche Körperteile erstrecken, sind

[1]) Litmanen, J. u. H. Salenius: Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 36, S. 291. 1917.

[2]) v. Frey: Abh. d. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 23, S. 232 u. 235. 1896.

[3]) v. Frey: Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 46, S. 192. 1894; Bd. 47, S. 179. 1895. — Marx, E.: Die Empfindlichkeit der menschl. Hornhaut. Leipzig: Hirzel 1925. — v. Frey u. Webels: Zeitschr. f. Biol. Bd. 74, S. 173. 1922.

[4]) Sergi, G.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 3, S. 175. 1892. — v. Frey: Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 47, S. 175. 1895. — v. Frey: Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. Bd. 87, S. 32. 1923. — Head, H.: Brain Bd. 31, S. 388. 1908.

[5]) v. Frey: Ergebn. d. Physiol. Bd. 13, S. 101. 1913.

[6]) v. Frey: Zeitschr. f. Biol. Bd. 63, S. 335. 1913.

von Kiesow[1]) und Fontana durchgeführt worden, wobei sie zu mittleren Schwellen zwischen 1, 13 und 4,3 gelangten. Auffallend ist, daß die hohen Werte (zwischen 2,7 und 4,3) nur am Rumpf, und zwar in der Medianlinie der Bauch- und Rückenseite gefunden worden sind, während fast alle übrigen Werte sich zwischen 1 und 2 g/mm bewegen. Man kann also sagen, daß, abgesehen von den eben erwähnten Orten, die mittleren Schwellen der Druckpunkte über den ganzen Körper sich durch eine überraschende Gleichwertigkeit auszeichnen.

Ein statistisches Verfahren anderer Art, das sich diagnostisch als wertvoll erwiesen hat, ist von Franz und v. Weizsaecker[2]) ausgearbeitet worden. Abgegrenzte Flächenstücke der Haut (4 qcm) werden mit Reizhaaren von 6 verschiedenen Stärken in streng geordneter Weise geprüft (stets 300 Reize). Der Prozentsatz, mit dem die 6 Reize sich wirksam erweisen, ergibt eine Kurve, die in der Norm typisch verläuft, bei nervösen Störungen aber erhebliche Änderungen erfährt (vgl. Abb. 13).

Die Schwellen der Druckpunkte und damit die Druckschwelle der Haut überhaupt ist von einer Anzahl von Bedingungen abhängig, unter welchen die Spannung der Haut, ihre Temperatur, die Durchblutung und Versorgung mit

Abb. 13. Prozentische Häufigkeit der Reizerfolge bei Prüfung von 4 qcm großen Hautstellen mit je 300 Reizen verschiedener Stärke. Die Abszissen entsprechen den Reizstärken, die Ordinaten den Prozentzahlen wirksamer Reize. Die sanft ansteigende Kurve stammt von einem Fall mit pheripherer Sensibilitätsstörung. Nach K. Franz.

Sauerstoff erwähnt seien. Bei starker Spannung der Haut wird die Schwelle bedeutend erhöht[3]), während geringe Spannung sie erniedrigt[4]). Daß niedere Zimmertemperatur Versuche über den Drucksinn unergiebig macht, ist eine wohlbekannte Erfahrung; die Schwellen liegen dann hoch[5]). In der Wärme steigt die Empfindlichkeit, was z. B. in einer scheinbaren Zunahme aufgelegter Gewichte zum Ausdruck kommt[6]). Die Abhängigkeit der Schwelle von der Hauttemperatur geht genauer dahin, daß sie bis etwa 36° sinkt, um bei weiterem Steigen der Temperatur sich stark zu erhöhen[7]). Inwieweit diese Wirkungen auf der Temperatur als solcher, auf veränderter Hautdurchblutung und Sauerstoffzufuhr, auf Schwellung und Spannung der Haut zu beziehen sind, ist schwer abzuschätzen[8]).

9. Erfolge kleinflächiger Reize.

Wirksame kleinflächige Reize erregen auf Druckpunkten eine eigentümlich schwirrende und zugleich kitzelnde Empfindung, die in bezug auf ihren zeitlichen

[1]) Kiesow, F.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 35, S. 234. 1904.
[2]) Franz, K.: Dtsch. Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. 78, S. 212. 1922.
[3]) v. Frey: Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 46, S. 286. 1894.
[4]) Allers, R. u. F. Halpern: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 193, S. 595. 1921.
[5]) Vgl. K. Franz: Dtsch. Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. 78, S. 217. 1922.
[6]) v. Frey: Zeitschr. f. Biol. Bd. 66, S. 421. 1916.
[7]) Allers, R. u. F. Halpern: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 193, S. 595. 1921. — Halpern, F.: Ebenda Bd. 197, S. 81. 1922.
[8]) Vgl. hierzu E. Weber: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1910, S. 451.

Verlauf mit den rasch abklingenden Schwingungen eines stark gedämpften elastischen Körpers verglichen werden kann[1]). Goldscheider[2]), der die Erscheinung zuerst beobachtet hat, nennt die Empfindung „körnig". Die Schwingungen folgen sich so dicht, daß sie eben noch unterschieden werden können. Sie sind auf den einzelnen Druckpunkten verschieden deutlich ausgeprägt. Ihre Wahrnehmung ist weiter dadurch erschwert, daß die Empfindung rasch an Stärke abnimmt (Dekrement), und in weniger als 1 Sek. ihr Ende findet (Anpassung). Bei etwa 2mal in der Sekunde sich folgenden Reizungen desselben Punktes wird der Erfolg zusehends schwächer, das Schwirren undeutlich, und die Empfindung gewinnt mehr und mehr die Form eines stumpfen Druckes. Eine Empfindung gleicher Art entsteht ferner, wenn der entsprechend verstärkte Reiz möglichst abseits von Druckpunkten auf sog. Zwischenfeldern zur Einwirkung gelangt. Spricht z. B. von einer Gruppe benachbarter Haarbälge jeder einzelne auf Reizhaar 2 an, so bedarf es in der Mitte des von ihnen eingeschlossenen druckpunktfreien Feldes eines Reizhaares von 5—10 facher Stärke, um den erwähnten Erfolg zu erzielen. Solche Reize erzeugen bereits recht ausgebreitete Deformationen, wie sich aus den Verschiebungen der Oberhaut und den Bewegungen der benachbarten Haare leicht feststellen läßt. Hier scheint es die gleichzeitige Reizung mehrerer benachbarter Haarbälge zu sein, die die Empfindung des Schwirrens nicht aufkommen läßt, vielleicht deshalb, weil die Oszillationsfrequenzen der Erregung in den einzelnen Empfängern nicht übereinstimmen. Weiteres über Schwirren und Kitzel s. unter 12 und 13.

Der Unterschied des Empfindungscharakters je nach dem Orte (Druckpunkt oder Zwischenfeld) ist von Goldscheider wiederholt hervorgehoben worden[3]). Da er aber niemals Reize von bekannter und konstanter Stärke in Anwendung gezogen hat, ist ihm entgangen, daß der auf Zwischenfeldern zu erzielende Erfolg nur durch starke Reize unter entsprechender Ausbreitung der Deformation zustande kommt. Er glaubt daher ihn erklären zu müssen durch die Annahme einer zweiten Gattung mechanisch erregbarer Empfänger, denen er eine sehr dichte Verteilung über die Haut zuschreibt und die dem „Gefühlssinn" derselben dienen sollen. Daß er diesen Einrichtungen wie auch denen des Drucksinnes weiterhin noch die Vermittlung der Schmerzempfindungen zuschreibt, steht ebenfalls mit dem erwähnten Nachteil seines Versuchsverfahrens in Zusammenhang[4]).

10. Empfänger, Übermittler, Empfinder.

Räumliche Verteilung und Dichte der Druckpunkte lassen sichere Schlüsse zu auf die dem Drucksinn zugehörigen Nervenenden. Hierher gehört in erster Linie das Gebundensein der Druckpunkte an jene Orte der Haut, welche die Projektion der Haarbälge auf die Oberfläche darstellen. Auf die Beziehungen des Drucksinnes zu den Haaren haben schon die Schwellenbestimmungen von Aubert und Kammler[5]) hingewiesen, Blix[6]) faßt seine Erfahrungen dahin zusammen, „daß wahrscheinlich alle Haare Tasthaare sind". Druckpunkte zwischen den Haaren sind nach ihm um so seltener, je weiter proximal man an den Gliedern emporgeht. Goldscheider[7]) bemerkt richtig: „Sehr häufig entsprechen den Härchen Druckpunkte." Da aber, wie erwähnt, sein Versuchsverfahren die Beherrschung der Reizstärke nicht gestattet, gelangte er zu irrtümlichen Anschauungen über Dichte und Anordnung der Druckpunkte. Sie sind nach ihm zu Ketten aufgereiht, die „von gewissen Punkten nach mehreren Richtungen ausstrahlen"

[1]) v. Frey: Zeitschr. f. Biol. Bd. 63, S. 345. 1913.
[2]) Goldscheider, A.: Ges. Abh. Bd. 1, S. 187. 1898.
[3]) Goldscheider, A.: Ges. Abh. Bd. 1, S. 80. 1898.
[4]) v. Frey: Zeitschr. f. Biol. Bd. 76, S. 22. 1922.
[5]) Aubert, H. u. A. Kammler: Moleschotts Untersuch. Bd. 5, S. 145. 1858.
[6]) Blix, M.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 21, S. 157. 1885.
[7]) Goldscheider, A.: Ges. Abh. Bd. 1, S. 78.

(S. 192), während sie in Wirklichkeit, genau wie die Haare, eine quincunxiale Anordnung aufweisen (vgl. Abb. 14). Auf Tafel 3 seines Werkes gibt er u. a. eine Darstellung der Verteilung der Druckpunkte auf der Volarseite des Unterarmes, die bei einer Dichte von rund 300 im Quadratzentimeter dem Zwölffachen der wirklichen Zahl entspricht.

Bonnet[1]) hat wohl zuerst gezeigt, daß jedes Haar mit einer Nervenausbreitung besonderer Form ausgerüstet ist, die von Retzius[2]) u. a. näher beschrieben worden ist. Das an einen Obstpflücker erinnernde Gebilde kann als Nervenkranz oder -korb des Haares bezeichnet werden. Seine Lage ist typisch. Es findet sich der Glashaut anliegend am Haarhals, der schmälsten Stelle des Haarbalges, dicht unter der Mündung der Talgdrüsen in denselben. Errichtet man an seinem Orte eine Normale gegen die Oberfläche der Haut, so trifft sie diese je nach der Neigung des Haares in einem Abstand von 0,2—0,3 mm von der Austrittsstelle des Haares. In gleichem Abstand findet man, wie oben erwähnt, den Druckpunkt; morphologisches und experimentelles Ergebnis stehen somit in guter Übereinstimmung.

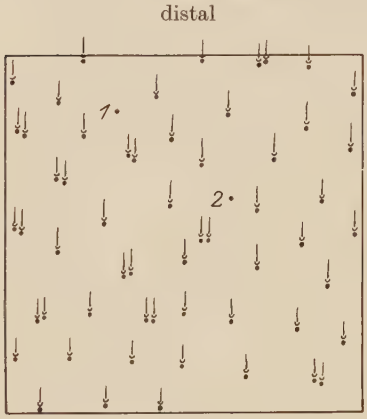


Abb. 14. Unterarm, Volarseite, Mitte. Anordnung der Druckpunkte (Haare), einzeln und paarweise innerhalb einer Fläche von 2 qcm. Lineare Vergrößerung $3^1/_3$ mal.
⌣ Austrittsstelle des Haares,
· Druckpunkt,
1 und *2* anscheinend haarlose Druckpunkte.

Auf den unbehaarten Hautflächen lassen sich durch ein statistisches Vorgehen Hinweise auf die Art der mutmaßlichen Empfänger gewinnen. Auszuschließen sind die Körperchen von Vater-Pacini, deren Zahl nicht entfernt ausreicht, um für die dichtgehäuften Druckpunkte der Tastflächen aufzukommen. Auf ihre mögliche Bedeutung wird unten (Abschnitt 20) zurückzukommen sein. Dagegen stimmen die Zahlen, die G. Meissner[3]) für die Dichte der von ihm entdeckten Körperchen gewonnen hat, mit den experimentellen Ergebnissen genügend überein. Er fand über dem Metacarpus des kleinen Fingers 100 bis 200 Körperchen im Quadratzentimeter, v. Frey[4]) auf dem Daumenballen 111 bzw. 135, auf dem Metacarpus des kleinen Fingers 119 Druckpunkte im Quadratzentimeter.

Neuere Untersuchungen über den feineren Bau der Meissnerschen Körperchen zeigen sie häufig zusammengesetzt aus zwei oder mehreren Läppchen, in deren Innerem nicht nur die Endzweige der zutretenden Nerven, sondern auch andere anscheinend nichtnervöse Strukturen zu korkzieherartigen Windungen aufgerollt sind[5]). Dadurch entsteht eine gewisse äußere Ähnlichkeit mit Bildungen, die man auf den behaarten Hautflächen überall dort beobachten kann, wo durch Kleidung, durch Strumpfbänder u. dgl. ständig Druck zur Einwirkung kommt. Es finden sich dort kleine, nichtgerötete kegelförmige Knötchen, bestehend aus einer Epidermisschuppe, unter der sich ein Haar verbirgt. Entfernt man die Schuppe, so kommt das Haar unter Streckung der Spirale zum Vorschein. Es ist immerhin denkbar, daß auf Hautflächen, die beim Tier beständig durch das Körpergewicht belastet werden (Pfoten), die ursprünglich vorhandenen Epidermisanhänge (Haare) überwuchert und ver-

[1]) Bonnet, R.: Morphol. Jahrb. Bd. 4, S. 329. 1878.
[2]) Retzius, G.: Biol. Untersuch., N. F. Bd. 4, S. 45—48, Tafel 15 u. 16.
[3]) Meissner, G.: Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Haut, S. 22. Leipzig 1853.
[4]) v. Frey: Abh. d. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 23, S. 254. 1896.
[5]) Simonelli, F.: Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 31, S. 292. 1915.

hindert werden durchzubrechen, sich aber doch in einer eigentümlich veränderten Gestalt und ohne Verlust ihrer sinnesphysiologischen Bedeutung erhalten.

Im Jahre 1905 hat Pinkus[1]) unter dem Namen „Haarscheiben" Gebilde beschrieben, die in Gestalt flacher runder Knötchen von $^1/_2$—1 mm Durchmesser in unmittelbarer Anlehnung an die Haare, in den spitzen Winkeln zwischen ihnen und der Haut, regelmäßig anzutreffen sein sollen. Auf Grund ihres Reichtums an Nerven hält er sie für Sinnesorgane, obwohl er eine besondere Empfindlichkeit für irgendeinen der geprüften Reize nicht nachweisen konnte. Nach der von Pinkus ihnen zugeschriebenen Lage können sie zu keiner Art von Sinnespunkten, die bisher auf der Haut gefunden worden sind, in Beziehung gebracht werden. Gegen ihre Bedeutung als Organe des Drucksinnes spricht die von den Druckpunkten abgewendete Lage auf der Leeseite des Haares. Die Kalt-, Warm- und Schmerzpunkte zeigen eine von den Haaren ganz unabhängige Verteilung, letztere überdies eine weit größere Dichte. Meine Bemühungen, die Haarscheiben auf meiner Haut oder auf der meiner Versuchspersonen zu finden, sind bisher ergebnislos verlaufen, so daß ich sie als regelmäßige Vorkommnisse nicht anerkennen kann. Es fragt sich, ob sie nicht als abnorme, warzenartige Bildungen aufgefaßt werden müssen.

Die Art, wie der mechanische Reiz die Empfänger des Drucksinnes angreift, ist unbekannt. Gegen eine unmittelbare Reizung der Nervenenden sprechen die niedrigen Schwellen, die für den Nerv schätzungsweise mehrhundertfach höher liegen, und der tetanische Reizerfolg (Schwirren) gegenüber der einfachen Erregungswelle (Zuckung) bei mechanischer Nervenreizung. Hieraus darf auf einen im Vergleich zum Nerven trägen Verlauf der Adaptation im Reizempfänger geschlossen werden (vgl. Abschnitt 3). In der Tat werden auf der Haut noch Deformationen gefühlt, die so langsam wachsen, daß sie auf den Nerven angewendet wirkungslos bleiben. v. Frey[2]) hat die Vermutung ausgesprochen, daß zwischen Reiz und Nervenerregung ein Auslösungsvorgang eingeschoben ist etwa in der Form, daß Änderungen der Konzentration oder des Quellungszustandes herbeigeführt werden, der Reiz also in letzter Linie ein chemischer ist. Die Adaptation würde dann darin bestehen, daß die chemischen Änderungen sich bei währendem Reiz z. T. wieder zurückbilden.

Über den Verlauf der *Leitungsbahnen des Drucksinnes* lassen sich zur Zeit nur beiläufige Angaben machen. In den peripheren Nerven laufen sie gemischt mit den übrigen receptorischen und den effektorischen Fasern derart, daß die zu einem bestimmten Hautgebiete gehörenden Fasern im allgemeinen in mehrere Nerven- und Rückenmarkswurzeln eintreten oder anders ausgedrückt, daß die Innervation eines Hautgebietes, selbst geringen Umfanges, durch mehrere Wurzeln und Nerven geschieht[3]). Damit hängt die Erscheinung der gegenseitigen Überdeckung aneinanderstoßender Nervengebiete zusammen und die unvollständige Anästhesie nach Ausfall eines Nerven oder einer Wurzel. Die Zusammenordnung der zu einem bestimmten Teil der Körperoberfläche strebenden Fasern durch den Nervenplexus ist nicht eine endgültige, wie die im Verlauf der peripheren Nerven nachweisbare beständige Umordnung der Fasern beweist[4]), und ebenso die Erfahrung, daß die Unterbrechung eines Nerven, mag sie noch so weit peripher geschehen, nie zu einem scharf begrenzten Empfindungsausfall führt. Stets ist zwischen dem anästhetischen und dem vollempfindlichen Gebiet eine unvollständig innervierte Randzone eingeschoben[5]).

Der Verlauf der *Leitungsbahnen des Drucksinnes* im Rückenmark und Gehirn ist noch nicht völlig klargestellt. Für das Vorhandensein zweier Wege,

[1]) Pinkus, F.: Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 65, S. 122. 1905.
[2]) v. Frey: Abh. d. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 23, S. 258. 1896.
[3]) Sherrington, Ch. S.: Philos. trans. of the roy. soc. of London, Ser. B, Bd. 184, S. 641. 1893; Bd. 190, S. 45. 1898.
[4]) Veit, R.: Anat. Anz. Bd. 50, S. 379. 1917.
[5]) Hacker, F.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 64, S. 203; Bd. 65, S. 67. 1914. — v. Frey: Ebenda Bd. 63, S. 335. 1913.

eines ungekreuzten im Hinterstrang und eines gekreuzten im Seitenstrang, spricht das Ergebnis einer von Petrén[1]) durchgeführten kritischen Würdigung einer größeren Zahl von Stichverletzungen des Rückenmarks. Zu ähnlichen Folgerungen ist auch M. Rothmann[2]) gekommen. Unterbrechung dieser Bahnen in den Kernen des verlängerten Marks und weiterhin im Sehhügel, Einstrahlung in die hintere Zentralwindung und die dahinterliegenden Teile des Scheitellappens sind nach klinischen und hirnanatomischen Erfahrungen anzunehmen.

11. Energie der Schwellenreize.

Die Aufgabe, die Reizschwellen des Drucksinnes für die verschiedenen Körpergebiete zu messen, ist zuerst von Aubert und Kammler[3]) in Angriff genommen worden. Sie stellten sich leichte Gewichte aus Holundermark oder Kork her, die, auf die Haut herabgelassen, eben noch wahrgenommen werden konnten. Einige der dabei gemachten Erfahrungen sind bereits oben in Abschnitt 6 erwähnt. Alle Gewichtchen hatten die gleiche Fläche (9 qmm), so daß die Versuche wohl untereinander, aber nicht mit Reizen anderer Fläche vergleichbar sind; unberücksichtigt blieb ferner die Belastungsgeschwindigkeit. Die von v. Frey[4]) z. T. im Verein mit Kiesow[5]) versuchte Messung der Schwellendrucke in hydrostatischem Maß führte gleichfalls nicht zu eindeutigen Ergebnissen. Wiederum zeigte sich der Schwellendruck von der Reizfläche abhängig, und dies sogar in sehr hohem Maße (s. oben unter 1). Weniger wirksam, aber doch nicht ganz ausgeschaltet, ist dieser Einfluß bei Messung der Schwellen in Spannungseinheiten, wie es in den bereits besprochenen Untersuchungen von Hansen[6]) sowie von Weizsaecker[7]) geschehen ist. Hier können, wenn auch nur innerhalb enger Grenzen der Reizflächen, vergleichbare Werte gewonnen werden.

So haben also alle bisherigen Bemühungen für Schwellenbestimmungen eine der Eigenart des Sinnesapparates möglichst gerecht werdende Maßeinheit ausfindig zu machen, nur zu sehr bescheidenen Erfolgen geführt. Theoretisch richtig wäre die Messung des zur Erregung ausreichenden Spannungsgefälles in der Haut, die aber technisch kaum durchführbar ist. Unter diesen Umständen gewinnt die Messung der von dem Reiz an der Haut geleisteten Arbeit Wert, weil sie gestattet, sowohl die Empfindlichkeit des Sinnesapparates für verschiedene Reizarten wie die verschiedener Sinnesapparate für denselben Reiz zu vergleichen.

Aus einem solchen Gedankengange heraus hat O. Wiener[8]) zuerst versucht, die Energie eines schwellenmäßigen Berührungsreizes, wenigstens ihrer Größenordnung nach, zu ermitteln. Er setzte ein Gewicht von 3 g auf die Backe und maß die Tiefe der durch es gesetzten Deformation. Indem er annahm, daß das von Aubert und Kammler[9]) für diese Hautstelle gefundene Schwellengewicht von 2 mg eine entsprechend geringere Deformation hervorrufe, glaubte er die Unterlagen für die Berechnung der Deformationsarbeit in Händen zu haben. Er fand dieselbe zu 10^{-4} erg. Die Annahme ist insofern nicht zutreffend, als ein Korkscheibchen von 9 qmm Fläche und 2 mg Gewicht von den auf der Backe

[1]) Petrén, K.: Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. Bd. 47, S. 495. 1910.
[2]) Rothmann, M.: Berlin. klin. Wochenschr. 1906, S. 47 u. 76.
[3]) Aubert, H. u. A. Kammler: Moleschotts Untersuch. Bd. 5, S. 145. 1858.
[4]) v. Frey: Abh. d. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 23, S. 201. 1896.
[5]) Kiesow, F.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 20, S. 153. 1899.
[6]) Hansen, K.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 62, S. 536. 1913.
[7]) v. Weizsaecker, V.: Dtsch. Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. 80, S. 159. 1923.
[8]) Wiener, O.: Die Erweiterung unserer Sinne, S. 9, 17 u. 35. Leipzig 1900.
[9]) Aubert, H. u. A. Kammler: Moleschotts Untersuch. Bd. 5, S. 145. 1858.

sehr dicht stehenden Haaren getragen wird und daher die Haut gar nicht deformiert.

Zur Erledigung der Aufgabe bieten sich zwei Wege: entweder nach Entfernung der Haare eine Reizfläche mit dem Schwellengewicht bei optimaler Geschwindigkeit zu belasten und die Tiefe der Deformation zu messen, oder den Reiz auf ein einzelnes Haar zu beschränken und aus dem Drehmoment des Reizes und dem Winkelausschlag des Haares die Arbeit zu berechnen. Die von v. Frey[1]) durchgeführten Messungen gaben nach dem ersten Verfahren Werte, die sich, wie zu erwarten, sowohl von der Größe der Reizfläche wie von der gewählten Hautstelle abhängig zeigten:

Reizort	Reizfläche qmm	Mittlere Schwelle erg
Daumenballen	80	0,32
Unterarm Beugeseite	80	1,73
„ „	0,2	0,4
Haar am Metacarpus des Daumens	—	0,002

Die Zahlen spiegeln den erstaunlichen Unterschied in der Wirksamkeit des mechanischen Reizes, je nachdem er von der Oberfläche her oder durch Vermittlung des Haares angreift. Das Haar stellt, abgesehen von seinen sonstigen biologischen Bedeutungen, eine Einrichtung dar, durch welche der für Deformationen empfindliche Empfänger unmittelbar erfaßt und mit geringstem Arbeitsaufwand gereizt werden kann. Es ist in dieser Beziehung mit dem dioptrischen Apparat des Auges oder den Einrichtungen des Mittelohrs in Vergleich zu ziehen.

Die Zahlen lassen ferner erkennen, daß auf einem gegebenen Hautgebiet (Unterarm) die kleine Fläche vorteilhafter ist als die große, die eine weit größere Masse unerregbaren Gewebes deformieren muß. Andererseits bedarf bei konstanter Reizfläche der nervenreiche Daumenballen einer geringeren Deformation als der Unterarm, weil die gleichzeitigen Erregungen in benachbarten Leitungsbahnen sich gegenseitig verstärken (s. u. S. 112 und 116).

12. Schwirren (Vibrationsempfindung) durch adäquate und inadäquate Reize.

Durch die unter 3 geschilderte Anpassung verliert ein konstanter Reiz sehr rasch an Wirksamkeit. Verlängerung des Erregungszustandes ist indessen möglich, wenn man sehr kurzdauernde Reize wiederholt zur Einwirkung bringt. Hierzu eignen sich vorzüglich Stimmgabeln, deren Schwingungen man auf die Haut überträgt entweder durch Aufsetzen des Stieles oder durch eine Borste, die an einer der Zinken befestigt ist. Ähnlich wirken Einrichtungen für Vibrationsmassage. Die dabei auftretenden Empfindungen werden je nach ihrer Stärke als Kribbeln, Schwirren, Hämmern (Vibrationsempfindung) bezeichnet. Sie bilden ein treffendes Beispiel für die häufig zu wenig beachtete Tatsache, daß es kaum möglich ist, durch einfache Selbstbeobachtung zu entscheiden, ob eine bestimmte Empfindung als formale Modifikation einer bereits bekannten oder als eine besondere Qualität bzw. Modalität zu bewerten ist. Die Einführung der Stimmgabel in die neurologische Diagnostik geschah aus der z. T. noch heute vertretenen Auffassung[2]), daß die Vibrationsempfindung nicht eine Äußerung

[1]) v. Frey: Zeitschr. f. Biol. Bd. 70, S. 333. 1919; Sitzungsber. d. physik.-med. Ges. Würzburg 24. VII. 1919.

[2]) Frank, C.: Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. Bd. 62, S. 626. 1921. — Goldstein, K.: Abderhaldens biol. Arbeitsmethoden Bd. VI, A, S. 506. 1922.

der oberflächlichen, sondern der tiefen Empfindlichkeit, insbesondere des Periosts und der Knochen, darstelle [Pallästhesie nach Rydel und Seiffer[1])]. v. Frey[2]) hat gezeigt, daß von den verschiedenen afferenten Nerven nur die des Drucksinnes imstande sind, einen aus etwa 100 Stößen in der Sekunde bestehenden Reiz als einen unterbrochenen wahrzunehmen. Alle übrigen afferenten Nerven mit Einschluß jener für die Muskeln und Knochen geraten in stetig andauernde Erregung. Die von Treitel[3]) u. a. gemachte Feststellung, daß beim Aufsetzen der Stimmgabel auf Knochen das Schwirren besonders deutlich und ausgebreitet in Erscheinung tritt und selbst dann wahrgenommen werden kann, wenn die Haut am Orte der Reizung anästhetisch ist, erklärt sich aus der guten Schalleitung im Knochen, wodurch die Schwingungen auf weite Strecken und über die Grenzen eines anästhetischen Gebietes fortgeleitet werden können.

Es verdient ausdrücklich hervorgehoben zu werden, daß bei der Vibrationsempfindung der Rhythmus der Erregung nicht dem des Reizes zu entsprechen braucht, weil, wie unter 7 bemerkt worden ist, die Empfänger oder die Nerven des Drucksinnes schon an sich die Neigung haben in intermittierende (tetanische) Erregung zu geraten, d. h. die Fähigkeit zur Entwicklung eines Eigenrhythmus besitzen.

Es ist sehr bemerkenswert, daß alle den Drucksinn erregenden *nichtadäquaten Reize* Schwirren hervorrufen, gleichgültig, ob sie die peripheren Empfänger oder deren Leitungsbahnen treffen. Hierher gehören der galvanische und der faradische Strom und gewisse chemische Stoffe, die entweder an die Nerven von außen herangeführt werden oder in ihnen selbst entstehen. Das Prickeln, Kribbeln, Zingern, Ameisenlaufen, wie die Empfindungen genannt werden, die nach Kompression der Nerven (eingeschlafene Glieder) oder nach längerdauernder starker Kältewirkung entstehen, können kaum anders denn als Äußerungen einer Stoffwechselstörung, sozusagen einer geringgradigen degenerativen Veränderung, aufgefaßt werden[4]). Diese Beurteilung liegt um so näher, als es durch Druck (Esmarchsche Binde) recht wohl zu dauernder Lähmung mit anschließender Degeneration kommen kann. Tritt Kribbeln spontan nicht auf, so kann doch die Erregbarkeit der Organe des Drucksinnes dermaßen gesteigert sein, daß schon die leiseste Berührung mit solchem beantwortet wird. Derartige *Parästhesien* kommen ferner zur Beobachtung, wenn gewisse, durch die Epidermis dringende Stoffe, wie z. B. Carbolsäure, in stärkeren Lösungen einige Zeit mit der Haut in Berührung bleiben. Das gleiche gilt für die beiden Kampfstoffe Diphenylarsinchlorid und Äthylarsindichlorid, wenn sie auch in erster Linie auf die Schmerznerven einwirken[5]). Im allgemeinen ist im Gegensatz zum Verhalten des Schmerzsinnes die Empfänglichkeit der Nerven des Drucksinnes für chemische Reize gering.

Die Möglichkeit, durch chemische Umstimmung der Nerven des Drucksinns langdauerndes Kribbeln hervorzurufen, kann in dem Sinne gedeutet werden, daß die unter 3 beschriebene Anpassung vorwiegend eine Eigenschaft der Empfänger ist. Sie zeigt ferner, daß die Art, wie diese Nerven auf Reize antworten, eine besondere, den übrigen Nerven der Haut fremde ist. Dies entspricht ganz der Ansicht von E. Hering[6]), daß Spezifität der Leistung auch den die Erregung übermittelnden Sinnesnerven zugeschrieben werden müsse.

[1]) Rydel, A. u. W. Seiffer: Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. Bd. 37, S. 488. 1903.
[2]) v. Frey: Zeitschr. f. Biol. Bd. 65, S. 417. 1915; Sitzungsber. d. physik.-med. Ges. Würzburg 6. V. 1915.
[3]) Treitel, L.: Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. Bd. 29, S. 633. 1897.
[4]) v. Frey: Ergebn. d. Physiol. Bd. 13, S. 103. 1913.
[5]) Strughold, H.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 78, S. 217. 1923.
[6]) Hering, E.: Zur Theorie der Nerventätigkeit. Leipzig 1899.

Über schwirrende Erregung der Nerven des Drucksinnes durch den konstanten Strom ist wiederholt berichtet worden[1]). Anschaulich zusammengefaßt ist dieselbe in einem von ADRIAN[2]) entworfenen Schema (Abb. 15), in welchem neben der Erregung des Drucksinnes die des Schmerzsinnes vorausgesetzt wird. Ausführlichere Schemata dieser Art gibt DRECHSEL[3]). Sehr bekannt ist das entsprechende Verhalten gegenüber dem faradischen Strom, wobei es wieder dahingestellt bleibt, ob der Rhythmus der Erregung mit dem des Reizes übereinstimmt. Bemerkenswert ist die große Empfindlichkeit der Empfänger und Nerven des Drucksinnes wie gegen den mechanischen so gegen den elektrischen Reiz. Daher die Notwendigkeit besonderer Verwendungsweisen dieser Reizmittel (kleinste Reizflächen, Vermeidung der Druckpunkte, schwellennahe Stärke und kurze Dauer der Ströme), wenn ausschließlich schmerzhafte Wirkungen erzielt werden sollen[4]). Mit den in der Elektrodiagnostik gebräuchlichen (differenten) Elektroden erhält man faradisch nur Schwirren neben Tetanus der Muskeln. Durch faradische Reizung der Nervenstämme kann eine ungemein kräftige, als Hämmern zu bezeichnende, große Innervationsgebiete ergreifende Vibrationsempfindung hervorgerufen werden[5]).

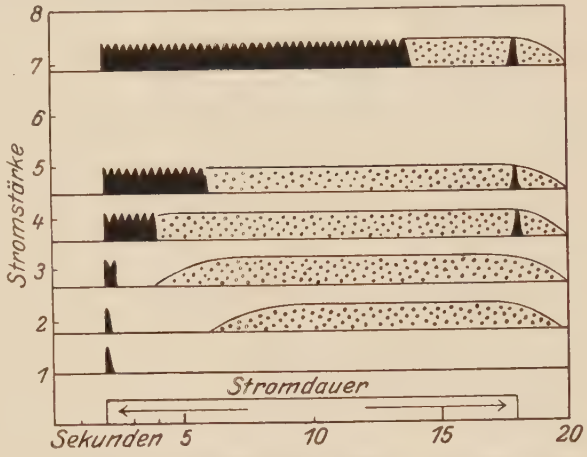


Abb. 15. Schematische Darstellung der durch den konstanten Strom hervorgerufenen Empfindungen. Die schwarz ausgefüllten Flächen sollen die diskontinuierlichen, nach der Peripherie verlegten Empfindungen andeuten. die getüpfelten Flächen die andauernd stechenden Empfindungen.
Nach E. D. ADRIAN.

Die Befähigung des Drucksinnes, durch rasch sich folgende, kurzdauernde Reize in intermittierende Erregung zu geraten, ist in verschiedenen Richtungen von Wichtigkeit. Zunächst hat man die Erscheinung benutzt, um Aufschluß über die Nachdauer der Erregung zu erhalten, indem man annahm, daß die intermittierende Erregung sich in eine stetig andauernde verwandeln müsse, sobald die Trägheit der Empfänger den einzelnen Reizanstößen nicht mehr oder doch nicht in dem für die Unterscheidung nötigen Ausmaße zu folgen vermögen[6]). In der Tat gibt GRANDIS[7]) an, den Übergang des Schwirrens in eine andauernde Berührungsempfindung beobachtet zu haben, was indessen bei der überaus rasch eintretenden Anpassung der Empfänger des Drucksinnes gegenüber Berührungen wenig glaubhaft ist. Das Aufhören des Schwirrens bei steigender Reizfrequenz dürfte in den meisten Fällen dadurch bedingt sein, daß die von dem schwingenden Körper der Haut erteilten Deformationen zu klein werden.

[1]) v. FREY: Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 47, S. 173. 1895; Abh. d. sächs. Ges. d. Wiss., Bd. 23, S. 220. 1896.
[2]) ADRIAN, E. D.: Journ. of physiol. Bd. 53, S. 70. 1919.
[3]) DRECHSEL, J.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 80, S. 143. 1923.
[4]) v. FREY: Zeitschr. f. Biol. Bd. 76, S. 1. 1922; Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie Bd. 79, S. 324. 1922.
[5]) v. FREY: Zeitschr. f. Biol. Bd. 65, S. 424. 1915.
[6]) v. FREY: in Tigerstedts Handb. d. physiol. Methodik Bd. 3, 1. Abt., S. 18. 1910.
[7]) GRANDIS, V.: Arch. ital. de biol. Bd. 37, S. 96. 1902.

Eine ähnliche Überlegung gilt wahrscheinlich auch für die Verschmelzung von nur zwei aufeinanderfolgenden taktilen Reizen, die nach Basler schon bei einem Zeitabstand von $^1/_{20}$ Sek. eintritt[1]). Sergi[2]) hat zwar auf die Bedeutung der Amplitude des Reizes hingewiesen, doch ist diesem Umstande bisher noch nicht in messender Weise Rechnung getragen worden. Andererseits beweist die Fortdauer des Schwirrens noch nicht, die Fähigkeit der Empfänger den Reizstößen zu folgen, da sie einen Eigenrhythmus besitzen. Ob dieser konstant oder veränderlich, ist nicht bekannt. Vielleicht liegen die Verhältnisse hier ähnlich wie bei der motorischen Innervation, bei welcher der Eigenrhythmus innerhalb gewisser Grenzen veränderlich und daher ein Zusammengehen der Erregung mit dem Reizrhythmus bedingungsweise möglich ist. In diesem Sinne sprechen die Erfahrungen, die auf eine beträchtliche U.-E. für Schwingungsfrequenzen hinweisen, worüber Bryant[3]) und Dunlap[4]), in jüngster Zeit Katz[5]), berichtet haben. Auch die Erfahrungen beim Unterricht der Taubstummen deuten auf ein solches Verhalten hin.

Von E. Hering stammt eine Einrichtung, die dazu dienen kann, die Feinheit zu messen, mit der Reizfolgen verschiedener Frequenz unterschieden werden. Sie ist von Schwaner[6]) unter dem Namen Ästhesiometer beschrieben worden und besteht aus 12 Messingstäben oder Röhren, die nach Art einer Panpfeife parallel zueinander angeordnet sind und durch Umwicklung mit versilbertem Draht von steigender Dicke (0,1—1 mm) dem darüberstreichenden Finger eine Stufenfolge von Rauhigkeiten darbieten. Zu dem gleichen Zwecke hat Katz Papiere von verschiedenem Korn gewählt.

Da der Drucksinn durch verhältnismäßig schwache Reize in Schwirren versetzt werden kann, tritt er häufig zusammen mit dem Ohr in Tätigkeit. Namentlich wird er durch die kräftigen, tiefen Töne der Orgel, der Trompete usw. erregt, wobei die Übertragung durch den Fußboden, die Stuhllehne, unter Vermittlung der Haare wohl auch durch die Luft erfolgt. Die hierzu nötigen Deformationen der Haut sind außerordentlich klein, so daß die Überlegenheit des Ohres, die für hohe Töne das Billionenfache beträgt, für tiefe Töne auf etwa das Fünfhundertfache zurückgeht[7]).

Die Empfindlichkeit des Drucksinnes für Schwingungsreize ist häufig unterschätzt worden, obwohl bereits Tarchanoff[8]) beobachtet hatte, daß geköpfte Enten auf Töne mit Bewegungen antworten. Dasselbe sah Ewald[9]) an labyrinthlosen Tauben, was er glaubte als Hörvermögen des Acusticusstammes deuten zu müssen. Die daraus sich entwickelnden, weder wissenschaftlich noch menschlich erfreulichen Erörterungen zwischen Ewald und Wundt[10]) einerseits, Matte[11]) und Bernstein[12]) andererseits, wurden von Strehl[13]) und Hermann zugunsten des Drucksinnes zum Abschluß gebracht, indem sie zeigten, daß die labyrinthlosen Tauben nach Einwicklung in Watte oder Versenken unter Öl (der Kopf blieb frei) die Reaktion vermissen ließen.

---

[1]) Basler, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 143, S. 230. 1912.
[2]) Sergi, G.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 3, S. 175. 1892.
[3]) Bryant, W. S.: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 32, S. 209. 1910.
[4]) Dunlap, K.: Americ. journ. of physiol. Bd. 29, S. 108. 1911.
[5]) Katz, D.: Der Vibrationssinn. Jerusalem 1923; Münch. med. Wochenschr. Bd. 70, S. 706. 1923; Der Aufbau der Tastwelt. Leipzig 1925 (zugleich Ergänzungsband 11 der Zeitschr. f. Psychol.).
[6]) Schwaner, Rob.: Dissert. Marburg 1890.
[7]) Vgl. v. Frey: Sitzungsber. d. physik.-med. Ges. Würzburg 24. VII. 1919.
[8]) Tarchanoff, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 33, S. 620. 1884.
[9]) Ewald, R.: Berlin. klin. Wochenschr. 1890, Nr. 32.
[10]) Wundt, W.: Philos. Studien Bd. 9, S. 496. 1893; Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 61, S. 339. 1895.
[11]) Matte, F.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 57, S. 437. 1894.
[12]) Bernstein, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 57, S. 475. 1894.
[13]) Strehl, H.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 61, S. 205. 1895.

Die von Katz[1]) befürwortete Aufstellung eines besonderen Vibrationssinnes erscheint vom physiologischen Standpunkt nicht veranlaßt, weil qualitative Verschiedenheit der durch ein Sinneswerkzeug vermittelten Empfindungen je nach Art des Reizes eine sehr verbreitete Erscheinung darstellt[2]).

13. Kitzel und zwar oberflächlicher oder Hautkitzel.

Die einmalige mechanische Reizung eines Druckpunktes, am besten mit einem etwas überschwelligen Reizhaar, gibt eine Berührungsempfindung, der leichter Kitzel beigemischt zu sein pflegt[3]). Wiederholte Reizung derselben Stelle führt nicht zur Verstärkung des Kitzels, sondern im Gegenteil zu seinem Schwinden, wogegen die Berührungsempfindung, wenn auch durch Anpassung geschwächt, bestehen bleibt. Der Kitzel ist also eine flüchtige Erscheinung, der nur dadurch längere Dauer und größere Deutlichkeit gegeben werden kann, daß man den Reiz über die Haut wandern läßt. Geschieht dies mit einer Geschwindigkeit von etwa 1 cm/Sek., so läßt sich bequem feststellen, daß Kitzel nur dann auftritt, wenn der Reiz über einen Druckpunkt (Haarbalg) hinwegstreicht oder, was noch wirksamer ist, den zugehörigen Haarschaft ablenkt. Unter solchen Versuchsbedingungen ist also die Kitzelempfindung eine unterbrochene, den jeweiligen Reiz nicht oder nur unerheblich überdauernde[4]).

Der geschilderte Erfolg gilt für den weitaus größten Teil der Körperoberfläche, so für Rumpf und Glieder. Es gibt aber andere Stellen, namentlich im Gesicht, in der Umgebung des Auges, Ohres, der Nase, des Mundes, wo sich an die Berührungs- und Kitzelempfindung *Jucken* anschließt, das den Reiz längere Zeit überdauert und dazu treibt, die Stelle zu reiben und zu kneten. Auch an den übrigen Körperstellen kann, wenn auch schwieriger, das nachdauernde Jucken ausgelöst werden, wenn man den kleinflächigen und schwachen Reiz über die Haut wandern läßt und dadurch den sonst flüchtigen Erregungszustand für längere Zeit unterhält. Es sind also zwei Wirkungen wohl zu unterscheiden. Die mit dem Reiz einhergehende und mit ihm erlöschende Kitzelerregung und das nachdauernde und auch meist nicht zugleich mit ihr einsetzende Jucken.

Außer den empfindungsmäßigen Erfolgen schwacher mechanischer Reize müssen aber auch die physiologischen in Betracht gezogen werden. Sie bestehen in Änderungen des Gefäßtonus, wie sie in solcher Ausdehnung und Stärke kaum durch andere Reize hervorgerufen werden können[5]), ferner in dem Auftreten von Gänsehaut, von elektromotorischen Kräften (sichtbar als galvanischer Hautreflex ohne Hilfsstrom[6])] und jener Form der Muskelerregung, die als *Schaudern* bezeichnet wird. Diese Reflexe führen ihrerseits wieder zu Empfindungen, die in Rücksicht auf die ursprüngliche einfache oder primäre Kitzelempfindung als Nachempfindungen oder sekundäre Empfindungen bezeichnet werden können.

Bei allen stärkeren Erregungen des Drucksinnes fehlt dagegen der Kitzel, selbst wenn der Reiz über die Haut wandert. Ungünstig für den Erfolg sind ferner großflächige Reize.

Soll versucht werden, den Zusammenhang der Erscheinungen zu deuten, so muß vor allem klargestellt werden, welche Bestandteile des Komplexes sinnes-

---

[1]) Katz, D.: Zitiert auf S. 110.
[2]) v. Frey: Psychol. Forsch. Bd. 3, S. 209. 1923.
[3]) Goldscheider, A.: Ges. Abh. Bd. 1, S. 45, 81, 202, 259.
[4]) Felix u. v. Frey: Zeitschr. f. Biol. Bd. 78, S. 45. 1922.
[5]) Uhlenbruck, P.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 80, S. 35. 1923.
[6]) Tarchanoff, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 46, S. 46. 1890. — Gildemeister, M.: Ebenda Bd. 197, S. 432. 1922.

physiologisch zusammengehören und welche zu trennen sind. Nachdem Török[1]) gezeigt hatte, daß Kitzel und Jucken unabhängig voneinander auftreten oder fehlen können, hat Thöle[2]) mit Hilfe der Lumbalanästhesie die Zugehörigkeit der beiden Empfindungen zu verschiedenen Qualitätenkreisen nachgewiesen und den Kitzel dem Drucksinn, Jucken dem Schmerzsinn zugeteilt. Weitere Erfahrungen zugunsten dieser Trennung sind in jüngster Zeit von Felix und v. Frey[3]) mitgeteilt worden, die sich auf die wirksamen Reize und Schwellenwerte, die Reaktionszeiten, die Nachdauer der Empfindungen und die Reflexe beziehen. Kitzel ist an die Empfänger des Drucksinnes gebunden, Jucken an die Schmerznerven der Epidermis[4]). Ob auch durch die Schmerznerven der tieferliegenden Gewebe Jucken ausgelöst werden kann, ist noch nicht geklärt.

Wenn nun bei dem voll ausgebildeten oder zusammengesetzten Kitzel Jucken sich hinzugesellt, so wird anzunehmen sein, daß dasselbe entweder durch den mit dem Kitzel verbundenen Gefäßreflex ausgelöst wird oder daß es durch Übergreifen der Erregung auf die Bahnen des Epidermisschmerzes (Ausstrahlung, sekundäre Erregung) zustande kommt.

Eine andere Trennung, die durchgeführt werden muß, ist die zwischen Kitzel und Schwirren, die beide dem Qualitätenkreis des Drucksinnes angehören, aber abgesehen von dem zeitlichen Verlauf nicht als lediglich intensiv verschiedene Erregungsformen aufgefaßt werden können. Kitzel kann nur mechanisch erregt werden, Schwirren ebensogut auch elektrisch. Kitzel ist wie die Berührung eine flüchtige Empfindung, die nicht festgehalten werden kann, wenn der Reiz nicht wandert; letzteres ist auch das einzige Mittel, dem Kitzel größere Deutlichkeit zu geben. Schwirren kann dagegen ohne Änderung des Reizortes zeitlich beliebig ausgedehnt und bis zu hämmernder Mächtigkeit verstärkt werden.

Eine Besonderheit des Kitzels besteht weiterhin darin, daß er nicht beobachtet wird, sobald stärkere Erregungen in Frage kommen, sei es daß diese durch objektiv starke Reize hervorgerufen werden oder durch Ausbreitung des Reizes über größere Flächen, womit die Erscheinung der nervösen Verstärkung oder Induktion gegeben ist. Im einen wie im anderen Falle wird der Kitzel unterdrückt, was indessen nicht als Hemmung im Sinne einer Vernichtung des Erregungsvorganges aufgefaßt werden darf. Es hat sich vielmehr zeigen lassen, daß die bei jeder Deformation vorhandenen schwächeren Erregungen mit ihrer Intensität zu dem Gesamteindruck additiv beitragen unter Einbuße ihrer selbständigen Wahrnehmbarkeit[5]).

Die für den Kitzel aufgestellten Erregungsbedingungen treffen in allen wesentlichen Stücken auch für die Berührungsempfindung zu, und doch sind die beiden als Erlebnisse verschieden, indem letztere wie jede Druckempfindung auf einen äußeren Reiz bezogen, erstere dagegen als eine Form des körperlichen Befindens oder Zustandes aufgefaßt wird. Der Unterschied zwischen Kitzel und Berührung dürfte demnach vorwiegend in der Art der psychischen Einstellung gelegen und somit bis zu einem gewissen Grade der willkürlichen Beeinflussung zugänglich sein[6]).

[1]) Török, L.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 46, S. 23. 1908.
[2]) Thöle: Neurol. Zentralbl. Bd. 31, S. 610. 1912.
[3]) Felix, K. u. v. Frey: Zeitschr. f. Biol. Bd. 78, S. 45. 1922.
[4]) Török, L.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 46, S. 23. 1908. — v. Frey: Arch. néerl. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 7, S. 142. 1922.
[5]) v. Frey, M. u. R. Pauli: Zeitschr. f. Biol. Bd. 59, S. 497. 1912. — v. Frey: Ebenda Bd. 59, S. 516. 1912.
[6]) v. Frey: Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 43, S. 93. 1923.

14. Unterschiedsschwellen.

Wächst der Reiz über den Schwellenwert hinaus, so wächst im allgemeinen auch die Empfindung; es bedarf jedoch stets einer Steigerung des Reizes von endlicher Größe, bevor ein ebenmerklicher Unterschied der Empfindung auftritt. Die Differenz der eben unterscheidbaren Reize heißt nach FECHNER die (absolute) Unterschiedsschwelle, U.S., ihr Verhältnis zu dem schwächeren Reize, dem Haupt- oder Grundreiz, die relative Unterschiedsschwelle, r. U.S.[1]). Da die Unterschiedsempfindlichkeit, U.E., dem Sinne nach um so größer ist je kleiner U.S., so ist U.E = 1/U.S. und die relative Unterschiedsempfindlichkeit r. U.E = 1/r. U.S.

E. H. WEBER, der sich zuerst mit der Ermittlung von U.S. des Tastsinnes beschäftigte, hat hauptsächlich zwei Verfahrungsweisen verwendet, Gewichtsvergleichungen, die entweder durch Auflegen auf die unterstützte Hand oder durch Hebung vorgenommen wurden. In diesem Abschnitt kommt nur die erste Art des Vorgehens in Betracht. Von seinen Versuchen sind besonders jene berühmt geworden, in denen abwechselnd die Grundgewichte 32 Unzen und 32 Drachmen (rund 920 und 115 g) zur Verwendung kamen. Er fand in beiden Fällen die U.S. = $^1/_{29}$ oder 3,4% des Grundgewichts und leitete daraus den Satz ab, daß das *Verhältnis der unterscheidbaren Gewichte unabhängig ist von der Größe des Grundgewichtes*[2]). FECHNER, der den Satz zur Grundlage seiner psychophysischen Maßlehre machte und zu seiner Stütze zahlreiche anderweitige Erfahrungen und neue eigene Versuche heranzog, hat ihm den Namen des *Weberschen Gesetzes* gegeben.

Die meisten späteren Untersuchungen auf diesem Gebiete beschäftigen sich vorwiegend oder ausschließlich mit der Frage nach den Grenzen der Gültigkeit des Gesetzes. Besonders wertvolle Aufschlüsse liefert die durch gute Methodik ausgezeichnete Untersuchung von STRATTON[3]). Er belastete eine Fläche von $^1/_8$ qcm der Fingerspitze mit Grundgewichten von 10—200 g und fand die r. U.S. zwischen 75 und 200 g annähernd konstant, von 75 abwärts rasch wachsend. Innerhalb des Gebietes konstanter r. U.S. fand er ihren Wert für Gewichtszunahme wie WEBER zu $^1/_{29}$ = 3,45%, für Abnahme zu $^1/_{18}$ = 5,52%, was einen Mittelwert von rund $^1/_{25}$ = 4% ergibt. Da Entlastung der Haut stets einen weniger wirksamen Reiz darstellt als ihre Belastung (s. o. S. 98), ist die Verschiedenheit der beiden Schwellen verständlich. Außerdem können in dieser Richtung psychologische Faktoren wirken, wie von BORAK[4]), (U.E. des Kraftsinns) und von FODOR und HAPPISCH[5]) (U.E. des Geschmacksinns) ausgeführt worden ist. Die nochmalige Aufteilung jeder der beiden Schwellen in eine niedriger gelegene Änderungs- und eine höhere Richtungsschwelle, für die STRATTON eine psychologische Erklärung zu geben sucht, dürfte auf eine hier nicht näher auszuführende Weise durch das Versuchsverfahren veranlaßt gewesen sein[6]). Sie ist bei späteren derartigen Untersuchungen nicht wieder gefunden worden.

STRATTON hat ferner den Einfluß der Belastungsgeschwindigkeit auf die r. U.S. geprüft und gefunden, daß großen Belastungsgeschwindigkeiten kleine Werte der r. U.S. und umgekehrt entsprechen. Das Ergebnis ist nach dem unter 2. Gesagten verständlich.

Der Einfluß des Reizortes auf die U.S. ist mehrfach geprüft worden. Die im wesentlichen übereinstimmenden Erfahrungen lassen sich dahin zusammen-

[1]) FECHNER, G. TH.: Elemente der Psychophysik. Bd. 1, S. 50 u. 244. Leipzig 1860.
[2]) WEBER, E. H.: De pulsu etc. S. 91 u. 163. Lipsiae 1834.
[3]) STRATTON, G. M.: Wundts Philos. Studien Bd. 12, S. 525. 1896.
[4]) BORAK, J.: Psychol. Forsch. Bd. 1, S. 374. 1922.
[5]) FODOR, K. und L. HAPPISCH: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 197, S. 337. 1922.
[6]) Vgl. hierzu HANSEN: Zeitschr. f. Biol. Bd. 73, S. 185. 1920.

fassen, daß die größten Werte am Rumpf gefunden werden, daß sie am Kopf erheblich kleiner sind und an den Gliedern in distaler Richtung rasch sinken. Ein gleiches Verhalten zeigen die Raumschwellen dieser Stellen (Simultanschwellen, gemessen mit dem Weberschen Zirkel oder analogen Werkzeugen), so daß der innere Zusammenhang der beiden Leistungen nicht zu bezweifeln ist. Es kann dies nur so verstanden werden, daß bei der Reizunterscheidung die Ausbreitung der Deformation oder die extensive Reizänderung eine wichtige Rolle spielt.

Ich entnehme einige der hierher gehörigen Werte einer Untersuchung von Dohrn[1]), die zwar methodisch nicht auf derselben Höhe steht wie die von Stratton, aber durch ihre Ausdehnung über den ganzen Körper wichtig ist. Dohrn findet für die in Prozenten des Grundreizes ausgedrückte r. U.S. folgende Werte:

Körperstelle	Mittlerer Wert der r. U. S. in %	Körperstelle	Mittlerer Wert der r. U. S. in %
I. Rumpf:		*III. Obere Extremität:*	
Rücken, Mittellinie	340	Oberarm	225
Bauch	325	Unterarm	195
Schulter und Hals	275	Mittelhand vola, dorsum	77 115
Brust	200	1. Fingerglied „ „	63 80
		2. „ „ „	55 57
		3. „ „ „	37 42
II. Kopf:		*IV. Untere Extremität:*	
Hinterhaupt	225	Oberschenkel	125
Pfeilnaht	125	Kniescheibe	100
Glabella	185	Unterschenkel	75
Nasenwurzel	85	Fußrücken	40
Schläfe	57	Medialer Fußrand	35
Unterlippe, Mitte	45		

Zum Verständnis dieser durchweg sehr hohen Werte muß hinzugefügt werden, daß Dohrn die U.S. erst dann für erreicht ansah, wenn 10 richtige Urteile aufeinander folgten. Eine so strenge Forderung muß die Werte hoch treiben; ihre Verhältnisse werden hierdurch aber nicht geändert. Von Bedeutung für die Höhe der Werte ist ferner die recht kleine Reizfläche (anscheinend 4 bis 5 qmm), worauf noch zurückzukommen ist.

Stratton hat zuerst die Frage aufgeworfen, inwieweit intensive und extensive Reizänderung für die U.S. von Bedeutung sind, d. h. ob die Unterscheidung im wesentlichen erfolgt, weil die zuvor vom Grundreiz getroffenen Empfänger nun stärker erregt werden, oder weil die Erregung sich auf neue, bis dahin verschonte, ausbreitet. Hansen[2]) hat versucht hier zu einer Entscheidung zu kommen, indem er teils durch Verkleinerung der Reizfläche, teils durch Wahl von Versuchsgebieten mit von vorneherein bestehender oder auf operativem Wege bewirkter spärlicher Nervenversorgung die Ausbreitung des Reizes nach Möglichkeit verhinderte. Unter diesen Bedingungen fand er (am Unterarm und Oberschenkel) die r. U.S. hoch (21—56%) und bei steigendem Grundreiz stetig fallend, so daß das Webersche Gesetz in keinem Belastungsgebiet zur Geltung kam. Die extensive Beschränkung des Reizes, womöglich auf einen einzelnen Druckpunkt, ist neuerdings auch von Kiesow und Gatti[3]), sowie von Schriever[4]) angestrebt und der Grundreiz in recht weiten Grenzen geändert worden. Die r. U.S. sind wie bei Hansen hoch, zeigen aber eine größere Kon-

[1]) Dohrn, R.: Zeitschr. f. rat. Med., 3. Reihe, Bd. 10, S. 339. 1861.
[2]) Hansen, K.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 73, S. 167. 1920.
[3]) Kiesow, F.: Arch. f. d. ges. Psychol. Bd. 43, S. 11. 1922 u. Bd. 47, S. 1. 1924.
[4]) Schriever, H.: Arch. f. d. ges. Psychol. Bd. 51, S. 137. 1925.

stanz als bei diesem. Bemerkenswert ist der Versuch Schrievers das Ansteigen der r. U.S. bei niederen Reizstärken in Zusammenhang zu bringen mit der Tatsache, daß für den Grundreiz Null der ebenmerkliche Reizzuwachs von endlicher Größe bleibt, nämlich zum Schwellenreiz wird. Diese physiologische Fassung darf wohl seiner geometrischen Betrachtung gegeben werden.

Eine eingehende kritische Würdigung sämtlicher für die Deutungen des Weberschen Gesetzes herangezogenen Gesichtspunkte haben jüngst Pauli und Wenzl gegeben[1]).

15. Räumliche Ordnung.

Jede Erregung des Drucksinnes wird auf einen bestimmten Ort der Körperfläche bzw. auf einen dort einwirkenden Reiz bezogen, d. h. eingeordnet in die hauptsächlich mit Hilfe der Gesichtswahrnehmungen gewonnene Vorstellung von der Gestalt des eigenen Körpers[2]) und damit auch von der Raumerfüllung in seiner unmittelbaren Umgebung. Die Genauigkeit, mit der diese Einordnung geschieht, und die Methoden zu ihrer Messung sind besonders eingehend von Henri[3]) geprüft worden, der die stets vorhandenen Fehler geringer fand bei Berührungen in der Gegend der Gelenke oder anderen ausgezeichneten Hautstellen als an den übrigen Orten. Aufschlußreicher ist die Untersuchung von Spearman[4]), der ein Aufzeigeverfahren anwandte, das der Versuchsperson weniger Hilfen gewährte. Er fand, daß die systematischen Fehler von zweierlei Art sind. Erstens ist die Vorstellung von der augenblicklichen Gliederlage von der wirklichen abweichend, in der Richtung gegen eine offenbar bevorzugte Mittellage, was auf Unvollkommenheit oder ungenügende Ausnutzung der Lagewahrnehmungen hinweist. Und zweitens zeigte sich die räumliche Einordnung der Berührungsempfindung stets beeinflußt von den vorhergegangenen in dem Sinne, daß alle in dem Versuchsfeld gebotenen Reize gegen seine Mitte zu verschoben erscheinen, das Versuchsfeld also für kleiner gehalten wird, als es in Wirklichkeit ist.

In eigentümlicher Weise macht sich der letztere Fehler dann geltend, wenn die Haut gleichzeitig von zwei Reizen in wechselndem Abstand getroffen wird und die von dem Vorgehen nicht unterrichtete Versuchsperson anzugeben hat, ob sie einen oder zwei Reize gefühlt hat. Hier zeigt sich regelmäßig ein nach Millimeter oder Zentimeter messender Grenzwert des Abstandes, unterhalb dessen die beiden Reize nicht unterschieden werden können: die räumliche Unterschiedsschwelle oder Raumschwelle des Drucksinnes (Fechner) [*Simultanschwelle* nach v. Frey[5])].

Die ersten Bestimmungen derselben sind von E. H. Weber mit Hilfe eines Zirkels ausgeführt worden[6]). Er fand die Schwelle an den verschiedenen Körperstellen von sehr ungleicher, aber für jeden Ort charakteristischer Größe, ferner längs der Gliederachse größer als quer zu ihr. Die vorwiegend als Tastflächen benutzten Stellen zeigten die kleinsten, die proximalen Teile der Glieder und der Rumpf die größten Schwellen. Die Werte liegen zwischen 1 mm (Zungenspitze) und 68 mm (Rücken). Sie sind übrigens nicht konstant. Sie nehmen z. B. ab bei Reizverstärkung, vorausgesetzt, daß die beiden Reize *gleich* stark

[1]) Pauli, R. und A. Wenzl: Arch. f. d. ges. Psychol. Bd. 51, S. 399. 1925.

[2]) Vgl. hierzu J. v. Kries: Allgem. Sinnesphysiologie. S. 194ff. Leipzig 1923.

[3]) Henri, V.: Die Raumwahrnehmungen des Tastsinnes. Berlin 1898. — Kawakami, R.: Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 56, S. 195. 1925.

[4]) Spearman, C.: Wundts Psychol. Studien Bd. 1, S. 388. 1906.

[5]) v. Frey: Sitzungsber. d. physik.-med. Ges. Würzburg 9. XI. 1899.

[6]) Weber, E. H.: Annot. anat. et physiol. S. 149. Lipsiae 1834. Handwörterb. d. Physiol. Bd. 3, II. Abt., S. 524. 1846.

sind; sind sie ungleich, so wird ihre Unterscheidung sehr erschwert, die Schwelle kann auf das Mehrfache wachsen[1]). Daneben hat das Verhalten der Versuchsperson, insbesondere ihre Übung, Ermüdung, Aufmerksamkeit u. a. erheblichen Einfluß. Zum Studium dieser letzteren Einflüsse sind zahlreiche Prüfungen unternommen und Ästhesiometer konstruiert worden[2]). Die Prüfung der Raumschwellen ist auch diagnostisch wichtig in allen Fällen unvollkommener Stereognose (abgestumpfte oder fehlerhafte Tastwahrnehmungen).

Bei einer Entfernung der beiden Reize, die kleiner ist als die Raumschwelle der untersuchten Hautstelle, können sie nicht mehr unterschieden werden; sie verschmelzen zu einem einfachen Eindruck, der aber noch linienförmig ausgedehnt erscheinen und dessen Richtung in bezug auf die Achse des Gliedes erkannt werden kann.

Erfolgt die Reizung der beiden Hautstellen nicht gleichzeitig, sondern nacheinander, so ist ihre Unterscheidung sehr viel leichter, wie schon aus gewissen Beobachtungen Webers[3]) hervorging, aber von Lotze[4]) und Czermak[5]) seinem Erklärungsversuch gegenüber besonders hervorgehoben wurde. Die Erscheinung wurde später von Judd[6]) genauer verfolgt, der aber nicht zu bestimmten Schwellenwerten gelangte. v. Frey und Metzner[7]) fanden am Unterarm bei Verwendung kleinflächiger Reize, daß der von ihnen als *Sukzessivschwelle* bezeichnete Wert dem Abstand der Nervenenden (Druckpunkte) entspricht. Wird die Reizung zweier benachbarter Druckpunkte mehrmals wiederholt, so läßt sich schließlich auch die Richtung angeben, in der sie zur Achse des Gliedes stehen. Soll diese Aussage schon bei der ersten Darbietung der Reize möglich sein, so muß ihr Abstand größer genommen werden — sog. *Richtungsschwelle*.

Um die Deutung dieser Erscheinungen, insbesondere der auffallenden Verschiedenheit der Simultan- und Sukzessivschwellen, haben sich Cook und v. Frey[8]) sowie v. Frey und Pauli[9]) bemüht. Sie verwendeten bis zu sechs gleichzeitigen kleinflächigen Reizen, die in verschiedenem Abstande voneinander und mit wechselndem Stärkeverhältnis zur Einwirkung kamen. Hierbei zeigten sich sehr eigentümliche gegenseitige Beeinflussungen der Erregungen, die bereits oben S. 112 kurz erwähnt worden sind und darin bestehen, daß die gleichzeitig gesetzten Erregungen sich verstärken, außerdem aber abstumpfen und einander nähern, häufig bis zu dem Grade, daß es zur Verschmelzung kommt.

Gegenseitige Beeinflussungen zweier räumlich benachbarter Erregungen kommen übrigens als scheinbare Annäherung u. dgl. auch bei sukzessiver Darbietung der Reize vor, wie jüngst Versuche von W. Scholz[10]) gezeigt haben und schon aus den Ergebnissen Spearmans gefolgert werden mußte.

E. H. Weber[11]) hat die große Verschiedenheit der Simultanschwellen bei allerorts ungefähr gleicher Empfindlichkeit der Haut zu erklären gesucht durch

[1]) Cook, H. u. v. Frey: Zeitschr. f. Biol. Bd. 56, S. 537. 1911. — Schulte, R. W.: Wundts Psychol. Studien Bd. 10, S. 339. 1917.

[2]) Vgl. K. Goldstein in Abderhaldens biol. Arbeitsmethoden Abt. VI, Teil A, S. 530. 1922.

[3]) Weber, E. H.: Ber. d. Ges. d. Wiss. Leipzig Bd. 4, S. 88. 1852.

[4]) Lotze, R. H.: Medizinische Psychologie. S. 403. Leipzig 1852.

[5]) Czermak, J.: Sitzungsber. d. Wien. Akad., 2. Abt., Bd. 17, S. 582. 1855.

[6]) Judd, Ch. H.: Wundts Philos. Studien Bd. 12, S. 409. 1896.

[7]) v. Frey u. R. Metzner: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 29, S. 161. 1902.

[8]) Cook, H. D. u. v. Frey: Zeitschr. f. Biol. Bd. 56, S. 537. 1911.

[9]) v. Frey u. R. Pauli: Zeitschr. f. Biol. Bd. 59, S. 497. 1912.

[10]) Scholz, W.: Psychol. Forsch. Bd. 5, S. 219. 1924. Über eine mögliche Deutung dieser Erscheinungen vgl. man W. Köhler: Ebenda Bd. 3, S. 397. 1923.

[11]) Weber, E. H.: Wagners Handwörterb. Bd. 3, II, S. 527. 1846; Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 4, S. 101. 1852.

die Annahme, daß die Empfindlichkeit abhängt von der Dichte der Nervenenden, die Ortsunterscheidung aber von dem Grade der Verästelung der Nervenfasern. Von zwei Flächenstücken der Haut mit gleicher Dichte der Nervenenden würde nach ihm jenes die größere Raumschwelle haben, zu welchem eine geringere Zahl von Nervenfasern mit entsprechend reicherer Verästelung der einzelnen Faser gelangen. Er setzt dabei voraus, daß innerhalb von Flächstücken, die von einer einzigen Nervenfaser versorgt werden und die er *Empfindungskreise* nannte, Unterschiede des Ortswertes nicht vorkommen, daß solche vielmehr erst möglich sind, wenn die beiden gleichzeitig gesetzten Reize Flächenstücke treffen, die durch einen oder mehrere ungereizte Empfindungskreise getrennt sind.

Da Weber die Größe seiner Empfindungskreise ausdrücklich offen gelassen hat, steht nichts im Wege, seine Vorstellung auf die neuen Erfahrungen zu übertragen und die Blixschen Druckpunkte als die Mittelpunkte der Empfindungskreise anzusprechen. In einen solchen wären dann alle Flächenelemente der Haut einzubeziehen, von denen aus der zugehörige Druckpunkt isoliert erregt werden kann. Die Unterscheidbarkeit zweier benachbarter Druckpunkte bei sukzessiver Reizung und ihre Ununterscheidbarkeit bei simultaner ist dann natürlich nicht durch irgendwelche Besonderheiten der peripheren Einrichtungen zu erklären, sondern durch zentrale Vorgänge, insbesondere durch die eben aufgezählten Einwirkungen, die benachbarte Leitungsbahnen bei gleichzeitiger Betätigung aufeinander ausüben. Um nur *eine* Möglichkeit anzudeuten, sei auf die Irradiation oder Ausbreitung der Erregungen bei ihrem Eindringen in die Umschaltestellen (grauen Massen) des Rückenmarks und Gehirns hingewiesen. Bekannte Erfahrungen aus der Sinnes- und Reflexphysiologie rechtfertigen die Annahme, daß innerhalb des Ausbreitungsgebietes einer Erregung die Intensität derselben vom Mittelpunkt gegen den Rand abnimmt und hier auch früher ausklingt. Dringt eine zweite, in einer benachbarten Bahn ablaufende Erregung verspätet in die gleiche Umschaltestelle ein, so sind störende Einwirkungen weniger zu gewärtigen als bei gleichzeitig gesetzten Erregungen, die Unterscheidung erscheint daher im ersteren Falle auch bei geringerem räumlichen Abstand möglich[1]).

Wird Sukzessivreizung benachbarter Hautstellen dadurch bewirkt, daß der (kleinflächige) Reiz über die Haut gleitet, so ist ein gewisser Bewegungsumfang (0,02—0,03 mm auf der Fingerkuppe) und eine gewisse Geschwindigkeit (0,06 mm/Sek.) erforderlich, wenn der Reiz als ein bewegter erkannt werden soll. Zur Erkennung der *Bewegungsrichtung* ist größere Geschwindigkeit bzw. größerer Bewegungsumfang nötig[2]).

Über die für die Verschmelzung von zwei gleichzeitigen Reizen maßgebenden zentralen Bedingungen hat v. Frey[3]) Betrachtungen angestellt. Er findet, daß die Zurückführung der Verschmelzung auf Irradiation der Erregungen (Bernstein) zur Erklärung nicht ausreicht, da sie zu der Folgerung führt, daß die Raumschwelle unabhängig ist von der Reizstärke, während sie in Wirklichkeit abnimmt, wenn diese wächst. Besser wird den Tatsachen gerecht die Annahme, daß die Unterscheidung bzw. die Verschmelzung der beiden Erregungen davon abhängt, wie sich das „Erregungsgefälle" innerhalb der Umschaltestelle gestaltet.

Übrigens werden durch diese zentralen Vorgänge die Besonderheiten der peripheren Innervation keineswegs verdeckt, wie daraus hervorgeht, daß nach Strughold[4]) die Simultanschwellen in Längs- und Querrichtung an

[1]) Vgl. v. Frey: Sitzungsber. d. physik.-med. Ges. Würzburg 1899, S. 102.
[2]) Basler, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 132, S. 494.; Bd. 136, S. 368. 1910.
[3]) v. Frey: Zeitschr. f. Biol. Bd. 59, S. 516. 1912.
[4]) Strughold, H.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 82, S. 249. 1924.

allen Körperstellen proportional sind der Dichte des Haarkleides in den beiden Richtungen.

16. Bewegungs- und Lagewahrnehmung.

Infolge der räumlichen Ordnung seiner Empfindungen ist der Drucksinn imstande, neben der Beschaffenheit der äußeren Reize auch die Gestaltung und Bewegung des eigenen Körpers zum Bewußtsein zu bringen. Insoweit letztere durch innere oder Eigenkräfte bedingt ist, tritt der Drucksinn als propriozeptives, im anderen Falle als exterozeptives Empfangsorgan in Tätigkeit.

An dem Zustandekommen der genannten Wahrnehmungen ist allerdings der Drucksinn nicht allein beteiligt, die Vestibularapparate und der Kraftsinn, unter Umständen auch der Temperatur- und Schmerzsinn, können hierzu beitragen. Immer fällt aber auf den Drucksinn ein wesentlicher Anteil. Wie groß derselbe im einzelnen Falle ist, läßt sich schwer abgrenzen, weil seine Empfindungen mit denen der anderen Sinne zu Komplexen verschmelzen, deren Zergliederung an die experimentelle Technik sehr hohe Anforderungen stellt und auch psychologisch keineswegs leicht ist. Es ist eine Eigentümlichkeit der aus der Tiefe stammenden Empfindungen, im Gegensatz zu den aus der Haut kommenden, daß sie auf die zugehörigen Empfänger nicht oder nur sehr mittelbar hinweisen[1]). So wird die Richtung der Schwerkraft oder anderer auf den menschlichen Körper einwirkender progressiv beschleunigender Kräfte zwar wahrgenommen, es fehlt aber jeder unmittelbare Hinweis auf das Labyrinth als Vermittler. Selbst die Empfindungen des Kraftsinnes sind nur schwer als selbständige Bestandteile der Komplexe erkennbar, in die sie eingehen, ihre „Somatisierung“[2]) ist unscharf, obwohl sie zu einer außerordentlich feinen Einschätzung der Bewegungswiderstände verhelfen.

A. Bewegungswahrnehmungen. Einfache Selbstbetrachtung lehrt, daß bei Beschleunigungen des ganzen Körpers, seien sie geradlinige oder Winkelbeschleunigungen, der Drucksinn zur Wahrnehmung beiträgt. Sitzt man in einem Wagen, so erfahren die das Gewicht des Körpers tragenden Hautflächen bei jeder Geschwindigkeitsänderung eine Änderung ihrer Belastung oder eine tangentiale Verschiebung, d. h. es werden neue Hautflächen deformiert. Schwellenvergleichungen, d. h. Ermittlungen der kleinsten Beschleunigungen, bei welchen einerseits der Drucksinn, andererseits die Vestibularapparate ansprechen, stehen zur Zeit noch aus. Nach E. Mach[3]) ist eine Vertikalbeschleunigung des ganzen Körpers von 10 cm/sek^2 = $^1/_{100}$ der Schwerebeschleunigung noch merklich.

Handelt es sich um Bewegungen der Körperteile, insbesondere der Gliederabschnitte gegeneinander und gegen den Rumpf, so kommen neben den Nachrichten von seiten der Haut die aus den darunterliegenden Geweben in Frage. Von der Mitwirkung des Gesichtssinnes wird hier abgesehen. Es sind vor allem die Spannungen in der Muskulatur, seien sie durch innere oder äußere Kräfte herbeigeführt, die bei genügender Größe wahrgenommen werden. Die hierfür in Betracht kommenden Reizschwellen sind nicht näher bekannt, doch deuten die Eindrücke, die man bei willkürlichen Bewegungen empfängt, dahin, daß sie nicht niedrig liegen. Nur kraftvolle Bewegungen, und auch diese nur zu den Zeiten maximaler Beschleunigung, sind mit einer deutlichen Empfindung der Spannung verbunden[4]). Damit ist nicht ausgeschlossen, daß schon geringe

[1]) Vgl. J. v. Kries: Allgemeine Sinnesphysiologie. S. 19. Leipzig 1923.
[2]) Vgl. J. v. Kries: Allgemeine Sinnesphysiologie. S. 15. Leipzig 1923.
[3]) Mach, E.: Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen. S. 13, 23, 32. Leipzig 1875.
[4]) Vgl. v. Frey: Zeitschr. f. Biol. Bd. 63, S. 143, 151; Bd. 65, S. 220. 1913/14.

Muskelspannungen zu Eigenreflexen führen, namentlich in der Form des sog. Muskeltonus, doch werden die ihn unterhaltenden afferenten Erregungen nicht bewußt.

Goldscheider[1]) ist durch seine ausgedehnten Versuche zu der Auffassung gekommen, daß die Wahrnehmung der Gliederbewegung durch die Nerven der Gelenke geschehe. Er stützt sich hauptsächlich auf Versuche am 1. Fingergelenk, wobei die Empfindlichkeit der Haut über dem Gelenk durch Faradisation herabgesetzt wurde. Nachteilig ist hierbei, daß die Angriffspunkte des bewegenden Kräftepaares aus anatomischen Gründen so nahe dem geprüften Gelenk zu liegen kommen, daß sie der Vertaubung mit ausgesetzt sein müssen. Daß die Versuche nicht als beweisend gelten können, folgt schon aus der Tatsache, daß Bourdon[2]) bei im wesentlichen gleichem Verfahren zu entgegengesetzten Schlußfolgerungen gekommen ist. Endlich sind in neuerer Zeit wiederholt Befunde erhoben worden, aus denen die Unempfindlichkeit der Gelenkknorpel und des angrenzenden Knochengewebes gegen jede Art von Reiz hervorgeht[3]).

v. Frey und Meyer[4]) haben die drohenden Fehlerquellen dadurch möglichst ausgeschaltet, daß sie die Versuche hauptsächlich am Ellbogen ausführten, d. h. an einem lange Knochen verbindenden Gelenk, so daß für die Führung der beiden gegeneinander zu bewegenden Gliederabschnitte genügend große Angriffsflächen entfernt vom Gelenk zur Verfügung standen. Um die Gefahr einer Erregung des Drucksinnes durch den Bewegungsantrieb zu vermeiden, wurde der Bewegungsumfang klein und die Winkelgeschwindigkeit bzw. -beschleunigung gering gewählt. Unter solchen Bedingungen zeigte sich die vollwertige bzw. herabgesetzte Empfindlichkeit der Haut über dem Gelenke, ebenso ihre nach der Streck- und Beugeseite gleiche oder ungleiche Ausgangsspannung von maßgebendem Einfluß auf die „*Führungsschwelle*", wodurch die hohe Wichtigkeit des Drucksinnes für die Wahrnehmung der Gliederbewegungen erwiesen erscheint. Im gleichen Sinne spricht die Erfahrung, daß die Schwellen für die Erkennung der Bewegung schlechtweg und für die ihrer Richtung praktisch (1987mal unter 2000 Prüfungen) zusammenfallen, was ein so feines räumliches Unterscheidungsvermögen voraussetzt, wie es nur vom Drucksinn der Haut erwartet werden kann.

Endlich hat v. Frey[5]) mit der gleichen Anordnung die Führungsschwellen an kurz vorher *resezierten und mobilisierten Gelenken* geprüft und mit den normalen Werten übereinstimmend gefunden. Damit sind in quantitativer Weise die Beobachtungen gestützt, die schon vorher von Strümpell[6]) und Payr[7]) erhoben worden sind.

B. Lagewahrnehmungen. Es ist selbstverständlich, daß bei Anerkennung der Druckempfindungen als eines wichtigen Bestandteiles der Bewegungswahrnehmungen auch ihre Bedeutung für die Wahrnehmung der Körper- und Gliederstellungen nicht in Zweifel gezogen werden kann. In diesem Sinne hat sich bereits Mach an den früher erwähnten Stellen geäußert. Wiederum ist es nicht der Drucksinn allein, der hierfür aufzukommen hat, sondern er im Verein mit dem Otolithenapparat und anderen tiefliegenden Empfängern. Als Beispiel sei hingewiesen auf die Wahrnehmung der veränderten Gefäßfüllung bei herabhängendem Kopfe. Ebenso kann veränderte Spannung der Muskeln oder Verlagerung der Eingeweide zu Bewußtsein kommen. Immerhin ist die Rolle des

[1]) Goldscheider, A.: Ges. Abh. Bd. 2. Leipzig 1898.
[2]) Bourdon, B.: Année psychol. Bd. 13, S. 133. 1907.
[3]) Öhrwall, H.: Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 32, S. 217. 1915. – Nyström, G.: Zeitschr. f. Chir. Bd. 142, S. 147. 1917.
[4]) v. Frey u. O. B. Meyer: Zeitschr. f. Biol. Bd. 68, S. 301. 1917.
[5]) v. Frey: Zeitschr. f. Biol. Bd. 68, S. 339; Bd. 69, S. 322. 1917/18.
[6]) v. Strümpell: Dtsch. Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. 23, S. 1. 1902.
[7]) Payr, E.: Dtsch. Zeitschr. f. Chir. Bd. 129, S. 354. 1914.

Drucksinnes bei diesen Wahrnehmungen eine andere als bei den Bewegungen, weil es sich um Dauerreize handelt, deren Wirkung zufolge der dem Drucksinn eigentümlichen Anpassung rasch verblaßt. Dem entspricht die bekannte Erfahrung, daß Täuschungen über Körperlage und Gliederstellung einzutreten pflegen, wenn bestimmte Stellungen längere Zeit unverändert festgehalten werden[1]). Da dies in strenger Weise nur auf künstlichem Wege, nicht durch Muskeltätigkeit zu erreichen ist, bleibt die Gelegenheit zu solchen Täuschungen beschränkt.

Durch die Wahrnehmung der jeweiligen Gliederstellung erhält jedes Flächenstück der Haut außer seinem für die Normalstellung geltenden Ortswert noch einen zweiten, durch die augenblickliche Körper- und Gliederstellung bedingten. Man kann auch sagen, diese letzteren führen zu einer beständigen Korrektur der Ortswerte (*Stellungsfaktor* nach v. Kries a. a. O. 209). Nach der oben erwähnten Untersuchung von Spearman mußte bereits vermutet werden, daß die beiden Lokalisationsweisen sich gegenseitig stören, womit eine Quelle für zahlreiche Täuschungen gegeben ist. Diese sind in jüngster Zeit von v. Skramlik[2]) eingehend untersucht worden, wobei sich in der Tat gezeigt hat, daß die Lokalisationsfehler sich im wesentlichen auf einen Ausgleich zwischen den widerstreitenden Ortswerten zurückführen lassen.

II. Die Tangoreceptoren der tiefen Gewebe.

A. Kraftsinn (E. H. Weber) oder Muskelsinn (Ch. Bell).

17. Nachweis der Kraftempfindungen.

Die Vermutung, daß die Muskelnerven afferente, Sinneswahrnehmung vermittelnde Fasern führen, ist zuerst von Ch. Bell[3]) auf Grund anatomischer und vivisektorischer Untersuchungen ausgesprochen worden. Sichergestellt wurde dieselbe durch E. H. Weber[4]), indem er zeigte, daß die Unterscheidung von Gewichten feiner ist, wenn die Muskeln dabei mitwirken. Indem er voraussetzte, daß es die von diesen aufgewendete Spannung oder Kraft ist, durch die das Urteil bestimmt wird, schrieb er ihnen Kraftsinn zu. Goldscheider[5]) bestimmt den Schwellenwert der „Schwereempfindung" und findet, daß derselbe keine deutliche Änderung erfährt, wenn am Angriffsort des Gewichts die Haut durch Faradisation vertaubt wird. Verschiedene Versuchsanordnungen, die Aufklärung verschaffen sollten, ob die fragliche Empfindung durch die Gelenke oder die Sehnen vermittelt wird, bringen keine Entscheidung[6]). Er wendet sich daher zunächst der Widerstandsempfindung zu, die nach ihm in den Gelenken ausgelöst wird[7]), und hält nun dafür, „daß die Sehnen das Substrat der Schwereempfindung bilden". Er findet diese Annahme insofern befriedigend, „als die Spannungszunahme der Sehnen in einem regelmäßigen Verhältnis zum statischen Moment und zum Kraftaufwand stehen muß"[8]). Es wird angegeben, daß der Schwellenwert sich verkleinere, wenn die Last weiter entfernt von der Gelenkachse angreift, Versuche dieser Art werden aber nicht mitgeteilt[9]).

[1]) Vgl. v. Frey: Sitzungsber. d. k. bayr. Akad. 1918, S. 106.
[2]) v. Skramlik, E.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 201, S. 250. 1923; Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 56, S. 241 und 256. 1925.
[3]) Bell, Ch.: Philos. transact. of the roy. soc. of London, 16. Februar 1826.
[4]) Weber, E. H.: De pulsu etc. S. 90. Lipsiae 1834.
[5]) Goldscheider, A.: Ges. Abh. Bd. 2, S. 208—214. Leipzig 1898.
[6]) Goldscheider, A.: Ges. Abh. Bd. 2, S. 215—225. Leipzig 1898.
[7]) Goldscheider, A.: Ges. Abh. Bd. 2, S. 225—245. Leipzig 1898.
[8]) Goldscheider, A.: Ges. Abh. Bd. 2, S. 245. Leipzig 1898.
[9]) Goldscheider, A.: Ges. Abh. Bd. 2, S. 208 u. 256. Leipzig 1898.

18. Unterschiedsschwellen des Kraftsinns.

v. Frey[1]) hat der Last dadurch einen langen Hebelarm verschafft, daß er den ganzen Arm in eine steife, leichte Hülse schnürte, auf der Gewichte in verschiedenem Abstand von der Schulterachse befestigt werden konnten. Im unwissentlichen Verfahren erschienen bei horizontal hinausgehaltenem Arm solche Gewichte einander gleich, die gleiches Drehmoment in bezug auf die Schulter hatten. Unter Berücksichtigung des Drehmomentes der Schwere am unbelasteten Arm + Hülse fand sich die relative Unterschiedsschwelle zu $^1/_{70} = 1{,}4\%$, also wesentlich (nahezu dreimal) kleiner als der von Stratton[2]) für die Fingerspitze gemessene Wert der r. U. S. des Drucksinns ($^1/_{25}$). Noch bedeutender erscheint die Leistung, wenn man die Erfahrungen Dohrns[3]) heranzieht, nach welchem die r. U. S. des Drucksinns auf Unter- und Oberarm fünfmal größer ist als auf dem Finger. Der Drucksinn kann demnach keinesfalls für eine so feine Unterscheidung aufkommen.

Nach diesen Feststellungen war zu erwarten, daß sich die Bedeutung der Drehmomente für die Gewichtsschätzung auch dann bemerklich machen müsse, wenn der Drucksinn nicht ausgeschaltet ist, wie dies durch die erwähnte Hülse wenigstens zum großen Teil erreicht wird. In der Tat genügt das Aufsetzen der (bügelförmigen) Gewichte auf den bekleideten Arm in zwei möglichst verschiedenen Abständen von dem Schultermittelpunkt (etwa 25 und 50 oder 30 und 60 cm) um festzustellen, daß bei aufgestütztem Arm Gleichheit der Massen, bei frei hinausgehaltenem Arm Gleichheit der Drehmomente für die Gleichheit des Schwerecindruckes maßgebend ist[4]). Werden die Gewichte nicht ruhig hinausgehalten (statische Vergleichung), sondern geschleudert (dynamische Vergleichung), so gewinnen auch die Trägheitswiderstände bzw. die Trägheitsmomente der geschleuderten Massen (Arm + Hülse + Gewicht) Einfluß auf das Urteil.

v. Frey hat dann weiter untersucht[5]), auf Grund welcher Erlebnisse die Gewichtsschätzung bei der dynamischen Vergleichung erfolgt. Er verwendete hierzu zwei Zinkkugeln von gleicher Größe und Gewicht (800 g), in deren Innerem Zusatzgewichte unsichtbar befestigt werden konnten. Bei einem verhältnismäßig hohen Zusatzgewicht (32 g) in der einen Kugel wurden im unwissentlichen Verfahren die von dem Arm bei abwechselnder Prüfung der beiden Kugeln ausgeführten Bewegungen zur Aufschreibung gebracht, ferner mit Hilfe eines elektrischen Kontaktes die Dauer des freien Wurfes der Kugeln. Es stellte sich heraus, daß die Schleuderbewegung nach Höhe und Dauer für beide Gewichte völlig übereinstimmend verläuft, was nur möglich, wenn die von den Muskeln erzeugten Beschleunigungen, mit anderen Worten die Muskelspannungen den Massen proportional sind. Die dynamische Gewichtsvergleichung beruht demnach auf der Wahrnehmung des verschiedenen Widerstandes, den die Gewichte der für beide gleichen Bewegung entgegensetzten. Auch hier wird also der Drucksinn nicht unmittelbar zur Urteilsfällung herangezogen. Er hilft anscheinend nur insofern mit, als er die Gleichförmigkeit der Bewegungen überwacht.

In bezug auf die Feinheit der Unterscheidung ist das Schleuderverfahren dem statischen oder Stemmverfahren deutlich überlegen. Es konnten auf die oben beschriebene Weise die Gewichte 800 und 804 noch unterschieden werden,

---

[1]) v. Frey: Zeitschr. f. Biol. Bd. 63, S. 129. 1913.
[2]) Stratton, G. M.: Wundts Philos. Studien Bd. 12, S. 525. 1896.
[3]) Dohrn, R.: Zeitschr. f. rat. Med., 3. Reihe, Bd. 10, S. 339. 1861.
[4]) v. Frey: Sitzungsber. d. physik.-med. Ges. Würzburg, 15. I. 1914.
[5]) v. Frey: Zeitschr. f. Biol. Bd. 65, S. 203. 1914; Sitzungsber. d. physik.-med. Ges. Ges. Würzburg, 17. XII. 1914.

was einer r. U.S. $^1/_{200}$ oder 0,5% und einer r. U.E. 200 entspricht. Diese U.E. wird als *nutzbare* bezeichnet, weil sie zum Ausdruck bringt, was der Kraftsinn für die Aufgaben des täglichen Lebens zu leisten vermag. Die dabei von den Beugern des Unterarmes entwickelten Drehmomente müssen aber einen geringeren relativen Unterschied aufweisen, die r. U.E. also größer sein als die oben angegebene, weil außer den Kugeln auch noch Unterarm + Hand in Bewegung gesetzt werden. In der Tat fand sich nach Einsetzung der maßgebenden Größen in die Bewegungsgleichung (Drehmomente der Schwere von Arm und Kugel, Trägheitsmomente derselben in bezug auf die Ellbogenachse, maximale Winkelbeschleunigung im Ellbogengelenk) die von den Beugemuskeln des Unterarmes aufgebrachten maximalen Drehmomente für die beiden eben noch unterscheidbaren Gewichte zu 637,5 bzw. 639,3 dyne-cm, welche Werte sich zueinander verhalten wie 1000 : 1002,5, was einer r. U.S. von $^1/_{400}$ und einer r. U.E. 400 entspricht. Diese von dem Kraftsinn tatsächlich aufgebrachte U.E. wird als die *wahre* bezeichnet. Dieselbe kann bei dem beschriebenen Vorgehen nur zur Hälfte nutzbar gemacht werden.

Besser gestaltet sich die Ausnutzung bei Muskeln, denen nur geringe Trägheitswiderstände von seiten der Glieder („Leermomente", vergleichbar der Tara bei Wägungen) entgegenstehen, wie dies beim Auge, der Zunge, dem Kehlkopf, den mimischen Muskeln u. a. gegeben ist. Hier, wo im wesentlichen nur elastische und Reibungswiderstände zu überwinden sind, rücken wahre und nutzbare U.E. einander viel näher, was der feinen Abstufung der aufzuwendenden Spannungen zugute kommen wird. Auch für die Bewegung der distalen Gliederabschnitte, besonders der Finger mit ihren kleinen Massen und Trägheitsmomenten, kommt dieser Gesichtspunkt in Betracht. Damit hängt zusammen, daß G. Störring[1]) und L. Truschel[2]) bei ihren Untersuchungen wesentlich höhere Werte der nutzbaren U.E. fanden als seinerzeit E. H. Weber.

Die höhere Leistung der dynamischen Gewichtsvergleichung dürfte hauptsächlich dadurch bedingt sein, daß die Schleuderbewegung eine sehr kurzdauernde Beanspruchung der Muskeln darstellt und daher ohne merkliche Ermüdung oft wiederholt werden kann; es ist ferner möglich, die beiden zu vergleichenden Gewichte rasch nacheinander der Prüfung zu unterwerfen. Beide Maßnahmen erleichtern das Urteil.

Es versteht sich, daß die vorstehend erörterten beiden Verfahrungsweisen zur Gewichtsschätzung nicht die einzig möglichen sind. G. E. Müller und Schumann[3]) haben gezeigt, daß bei gleichem Innervationsantrieb die den Gewichten erteilten Beschleunigungen bzw. ihre Steighöhen zur Vergleichung dienen können. Auch Benussis[4]) Ergebnisse stehen damit im Einklang, wenn sie auch auf den ersten Blick zu widersprechen scheinen. Wird nämlich eines der beiden Gewichte nach Vorschrift höher gehoben, so wird es für schwerer gehalten, weil es, wie die Registrierung lehrt, unwissentlich rascher gehoben, also mehr Kraft aufgewendet wird. Schleuderung vermindert dagegen die scheinbare Schwere. Letztere Erfahrung zeigt übrigens, daß die Leistung, d. h. die auf die Zeiteinheit entfallende Arbeit wohl kaum jene vordringliche Bedeutung für das Urteil haben dürfte, die Benussi ihr zuzuschreiben geneigt ist. Sie ist als abgezogener Begriff einer unmittelbarern Wahnehmung gar nicht zugänglich. Nach neueren Erfahrungen von Matthaei[5]) können auch sog. Nachbewegungen zu Urteilstäuschungen über die Größe von Gewichten führen.

Hebt jede Hand ein Gewicht, so ist, wie Jacobj[6]) fand, der gleichzeitige oder ungleichzeitige Bewegungseintritt für das Urteil bestimmend, was wiederum auf die Bedeutung der Kraftentwicklung hinweist. In bezug auf die Feinheit der Unterscheidung ist jedenfalls das einhändige Schleuderverfahren mit Gewichtswechsel den anderen weit überlegen.

[1]) Störring, G.: Arch. f. d. ges. Psychol. Bd. 25, S. 177. 1912.
[2]) Truschel, L.: Arch. f. d. ges. Psychol. Bd. 28, S. 183. 1913.
[3]) Müller, G. E. u. F. Schumann: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 45, S. 37. 1889.
[4]) Benussi, V.: Arch. f. d. ges. Psychol. Bd. 17, S. 1. 1910.
[5]) Matthaei, R.: Klin. Wochenschr. Jg. 2, Nr. 50. 1923.
[6]) Jacobj, C.: Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol. Bd. 32, S. 49. 1893.

Eine wertvolle, in neuerer Zeit wiederholt benutzte Gelegenheit zur Prüfung der den Gewichtseindruck vermittelnden sinnlichen Grundlagen bieten *Amputationsstümpfe* mit oder ohne Prothese, insbesondere die nach SAUERBRUCH operierten Stümpfe, bei welchen bekanntlich aus den Muskeln mit Haut überkleidete Schlingen gebildet werden. Derartige Untersuchungen sind mitgeteilt von BORAK[1]), ALLERS und BORAK[2]), KATZ[3]), VERAGUTH[4]), TEN HORN[5]). Dieselben stimmen sämtlich darin überein, daß die Stümpfe in bezug auf Gewichtsunterscheidung dasselbe oder sogar mehr leisten (KATZ) als das symmetrische normale Glied. Dies ist nicht verwunderlich, da durch den Wegfall von trägen Massen (Leermomente) die nutzbare U.E. sich der wahren nähert, d. h. letztere besser ausgenutzt werden kann. Beachtenswert ist ein Versuch TEN HORNS an zwei normalen Personen, an denen die U.E. für gehobene Gewichte bestimmt wurde vor und nach Anästhesierung sämtlicher über das Handgelenk ziehenden Nerven. Trotz Ausschaltung des Drucksinns der Hand wurde die U.E. unverändert gefunden.

19. Eigenart der Kraftempfindungen.

Gegenüber der Feinheit, mit der der Kraftsinn Gewichte oder allgemein gesprochen Widerstände zu unterscheiden vermag und der großen Bedeutung, die er für den richtigen Gebrauch der Muskeln besitzt, ist es gewiß auffallend, daß seine Empfindungen nicht entfernt jene selbstverständliche Eigenart besitzen, wie die der meisten anderen Sinne, insbesondere der fünf klassischen. Man könnte sogar versucht sein, einem von v. KRIES[6]) für das statische Organ ausgesprochenen Gedanken nachgehend, die Frage aufzuwerfen, ob die Erregungen des Kraftsinns überhaupt zu Empfindungen besonderer Modalität führen und nicht vielmehr dazu dienen, die von anderen Sinnen herrührenden Eindrücke zu ergänzen und schärfer zu gestalten. Meines Erachtens ist indessen eine solche Auffassung hier doch nicht angängig. Man kann wohl nicht bezweifeln, daß die mit der Muskelarbeit verknüpfte Kraftentfaltung, namentlich die ruckartig einsetzende der Schleuderbewegung, als eine im Innern des Gliedes stattfindende Spannungsentwicklung erkannt wird und einen selbständigen, recht beachtlichen Bestandteil des ganzen Wahrnehmungskomplexes ausmacht. Freilich sind die hierbei entstehenden Beschleunigungen besonders groß, außerdem wird durch den Willensakt die Aufmerksamkeit auf den Vorgang gelenkt. Die Spannung der Muskeln beim Reflex bleibt meistens unbemerkt[7]). Bei den mit geringer Anstrengung verlaufenden Bewegungen, z. B. den sog. Handfertigkeiten, kann von deutlichen Kraftempfindungen kaum die Rede sein. Dies ist auch wohl einer der Gründe, warum eine Messung der Reizschwellen beim Kraftsinn bisher nicht versucht worden ist. Vielleicht lassen sich die Beobachtungen BASLERS[8]) über den beim Tasten mit dem Finger ausgeübten Druck und den zeitlichen Verlauf der Tastbewegungen in dieser Richtung verwerten.

Spannungsempfindungen treten in den Muskeln auch dann auf, wenn sie künstlich in Erregung versetzt werden. Ein geeignetes Verfahren, dieselben rein für sich zur Beobachtung zu bringen, besteht darin, daß man eine größere

---

[1]) BORAK, J.: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien, Mathem.-naturw. Kl., Abteil. III, Bd. 129, S. 53. 1920.
[2]) ALLERS, R. u. J. BORAK: Wien. med. Wochenschr. Jg. 70, S. 1165. 1920.
[3]) KATZ, D.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 85, S. 83. 1920.
[4]) VERAGUTH, O.: Dtsch. Zeitschr. f. Chir. Bd. 161, S. 406. 1921.
[5]) TEN HORN, C.: Dtsch. Zeitschr. f. Chir. Bd. 161, S. 338; Bd. 169, S. 175 u. 185. 1921/22.
[6]) v. KRIES, J.: Allgemeine Sinnesphysiologie. S. 24. Leipzig 1923.
[7]) HOFFMANN, P.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 81, S. 39. 1923.
[8]) BASLER, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 136, S. 389. 1910.

Hautfläche elektrosmotisch vertaubt und dann die darunterliegenden Muskeln mit Wechselströmen reizt. Da die genannte Vertaubung sich nicht auf die in der Subcutis verlaufenden Nerven erstreckt, müssen diese beim Aufsetzen der Elektrode vermieden werden. Bemerkenswert ist, daß bei tetanischer Reizung mittels Wechselstrom so wenig wie bei willkürlicher Innervation die rhythmische Natur der Erregung in der Empfindung zutage tritt. Die Spannung wird als eine stetig anhaltende empfunden. Die Empfänger des Kraftsinns sind demnach zu Vibrationsempfindungen nicht befähigt[1]).

Über Spannungsempfindungen bei einem Fall von Myotonia congenita, die während der ganzen Dauer eines willkürlich oder künstlich ausgelösten Tonus anhielten, berichten Bürger und Schellong[2]).

Das geringe Hervortreten der Kraftempfindungen dürfte u. a. damit zusammenhängen, daß sie kaum jemals gesondert zur Erscheinung kommen. Mögen die Muskeln verwendet werden, um Gegenstände zu ergreifen, sie oder den eigenen Körper zu bewegen, stets werden andere Gewebe, besonders die hierfür höchst empfindliche Haut, deformiert, wobei deren Empfindungen mit denen des Kraftsinns zu schwer auflösbaren Wahrnehmungskomplexen verschmelzen. Begünstigt wird dieser Vorgang durch die qualitative Ähnlichkeit der Druck- und Kraftempfindungen, worauf unlängst Friedländer[3]) in seinen Studien über die Wahrnehmung der Schwere hingewiesen hat. Vom biologischen und teleologischen Standpunkt ließe sich bemerken, daß durch die afferenten Nerven der Muskeln die Eigenreflexe ausgelöst werden, die für den geordneten Ablauf der willkürlichen Bewegungen von entscheidender Bedeutung sind. Starkes Hervortreten der Kraftempfindungen im Bewußtsein würde diese ungemein wichtige, mit maschinenmäßiger Sicherheit vollzogene Leistung zu stören geeignet sein.

Sind die Empfindungen des Kraftsinns ihrer Qualität nach denen des Drucksinns verwandt, so sind sie doch darin von diesen verschieden, daß sie von den Spannungen selbst, nicht von deren örtlichen Differenzen — dem Spannungsgefälle — hervorgerufen werden. Verwechslung von Spannungszu- und -abnahme, von Belastung und Entlastung, die den Drucksinn kennzeichnet, ist hier ausgeschlossen.

In der Literatur findet man mehr oder weniger bestimmt die Meinung ausgesprochen, daß der Kraftsinn (Muskelsinn) auch an der Wahrnehmung der Gliederlage beteiligt sei[4]). Dieser Annahme entstehen Schwierigkeiten durch die Tatsache, daß nur am unerregten Muskel eine eindeutige Beziehung zwischen Spannung und Länge (Gelenkstellung) besteht. Im Leben sind durch den wechselnden Tonus, durch äußere Kräfte (Schwere, Belastung), durch Trägheitswiderstände usw. die einer bestimmten Gelenkstellung zugehörigen Muskelspannungen derart wechselnd, daß die Empfindungen des Kraftsinns unmöglich in dieser Richtung verwertet werden können. Der Kraftsinn bedarf daher zum richtigen Gebrauch der Glieder der Mitwirkung des Drucksinns in der unter 16 besprochenen Weise.

Eine dem Kraftsinn zuzuschreibende Empfindungs- oder Wahrnehmungsform scheint der tiefe oder Muskelkitzel zu sein. Aus Beobachtungen, die M. Buch[5]) über denselben mitgeteilt hat, gewinnt man den Eindruck, daß dieser Kitzel nicht unmittelbar durch den

[1]) v. Frey: Zeitschr. f. Biol. Bd. 65, S. 426. 1915. — v. Frey, Rein und Strughold: Ebenda Bd. 82, S. 375. 1925.

[2]) Bürger, M. u. F. Schellong: Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 31, S. 82. 1922.

[3]) Friedländer, H.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 83, S. 129. 1919.

[4]) Vgl. W. Nagel: Handb. d. Physiol. Bd. 3, S. 759. 1905.

[5]) Buch, M.: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1909, S. 4.

Reiz zur Auslösung gelangt, sondern auf dem Umwege über die Eigenreflexe der gekneteten Muskeln. Damit hängt wohl auch zusammen, daß es nicht oder nur schwer gelingt, sich selbst zu kitzeln. Über die näheren Versuchsbedingungen ist indessen noch so wenig bekannt, daß hier auf die Erscheinung nicht weiter eingegangen werden kann[1]).

20. Empfänger, Übermittler, Empfinder des Kraftsinns.

Der reiche Gehalt der Muskelnerven an afferenten Fasern ($^1/_3$ bis $^1/_2$ der Gesamtzahl) ist von Sherrington mittels Wurzeldurchtrennungen nachgewiesen worden. Merkwürdigerweise bleiben bei Durchtrennung der ventralen Wurzeln nicht nur die afferenten Nerven und ihre Endigungen in den Muskelspindeln, sondern auch die zugehörigen Muskelfasern von der Degeneration verschont[2]). Selbst nach Durchschneidung beider Wurzeln unterbleibt ihre Degeneration. Die Muskelspindeln finden sich bei Mensch und Säugetier in nahezu allen quergestreiften Muskeln, fehlen dagegen in den Muskeln des Auges und der Zunge. Sie liegen besonders reichlich in der Nähe der Aponeurosen, z. B. der Aponeurose des distalen Teiles des M. vastus medialis. Wird diese Aponeurose, sei es auch noch so schonend, entfernt, so ist der Kniereflex endgültig aufgehoben[3]).

An Stelle der Spindeln haben die Augenmuskeln epilemmale Endigungen, die den Muskelfasern dort, wo sie in die Sehne übergehen, nach Art einer Kappe oder Quaste übergestülpt sind. Dogiel[4]), der ihnen in neuerer Zeit eine eingehende Untersuchung gewidmet hat, beschreibt noch eine zweite, für diese Muskeln charakteristische Form von epilemmalen Endigungen, die insofern an die Spindeln erinnert, als die Nervenzweige unter reichlicher Aufteilung die Muskelfasern in einem größeren Abschnitt ihrer Länge dicht umspinnen. Es fehlt jedoch die mehrschichtige, bindegewebige Scheide der Spindel.

Durch ihre epilemmale Lage bilden die letztgenannten beiden Formen einen Übergang zu den ebenfalls sehr verbreiteten Nervenenden in den bindegewebigen Strukturen der Muskeln, den Sehnen, Sehnenscheiden, Aponeurosen, dem Perimysium internum und externum. Auch hier sind zwei Formen zu unterscheiden, die beide zuerst von Golgi beschrieben worden sind:

1. Nicht umkapselte freie Endigungen, die sich innerhalb eines spindelförmig verdickten Sehnenfadens in ein Gewirre von feinen Fäden mit verdickten Enden auflösen, so daß das Bild eines dichtbelaubten Astwerkes entsteht.

2. Keulen- bis eiförmige Gebilde, bestehend aus einer geschichteten bindegewebigen Kapsel, in deren Inneres ein Nervenfaden eindringt und geteilt oder ungeteilt, gestreckt oder aufgeknäuelt endigt. Hier finden sich alle Übergänge zwischen den Körperchen von Vater-Pacini und denen von Golgi-Mazzoni[5]).

Alle diese Formen sind als Reizempfänger anzusehen. Für die Muskelspindeln kann dies durch die Untersuchungen von Sherrington als bewiesen gelten, ebenso ihre Unentbehrlichkeit für die Auslösung der Eigenreflexe. Damit wird ihre Deutung als Empfänger des Kraftsinnes sehr wahrscheinlich, denn zwischen Eigenreflexen und Kraftempfindungen bestehen, wie eben gezeigt, enge Beziehungen.

Weit weniger klar ist die Rolle der übrigen vorbeschriebenen Formen. Einen gewissen Hinweis bieten die übereinstimmenden Angaben der Forscher, über die reiche Ausstattung der bindegewebigen Teile der Muskeln mit den keulenförmigen Körperchen, deren vielschichtige Hüllen sie als Empfänger für chemische Reize nicht geeignet erscheinen läßt. Man kann vorläufig annehmen, daß auch sie durch Spannungen erregt werden. Den hier-

[1]) Vgl. hierzu v. Frey: Zeitschr. f. ärztl. Fortbildg. Jg. 22, S. 81. 1925.
[2]) Sherrington, C. S.: Journ. of physiol. Bd. 17, S. 211. 1894.
[3]) Sherrington, C. S.: Journ. of physiol. Bd. 17, S. 247—248. 1894.
[4]) Dogiel, A. S.: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 68, S. 500. 1906.
[5]) Golgi-Mazzoni: Vgl. Renaut u. Regaud: Rev. gén. d'histol. Lyon-Paris 1904 bis 1907.

mit vielleicht verbundenen Empfindungen müßte aber eine andere Bedeutung zukommen, als den Spannungsempfindungen der Muskeln. Letztere können keine Beziehung zur Länge des Muskels und damit zur Gliederstellung haben, wie unter 19. ausgeführt worden ist. In dem Bindegewebe des Muskels entspricht dagegen einer gegebenen Länge der Faser eine bestimmte Spannung, so daß ein hierfür empfindlicher Empfänger Auskunft zu geben imstande wäre über den Grad der Zusammenziehung des Muskels (Verkürzung, Verdickung, Verschiebung der Muskelbäuche gegeneinander). Will man diese Auffassung gelten lassen, so müßten die im subcutanen Gewebe der Finger aber auch anderwärts anzutreffenden Körperchen der Vater-Pacini-Form entsprechend ihres ähnlichen Baues in gleicher Weise gewertet werden.

Die baumförmig verzweigten freien Nervenenden in den Sehnen sind vielleicht in Analogie mit den freien Nervenenden der Epidermis mit der Schmerzempfindung in Beziehung zu setzen. Als ungeschützte Nervenenden dürften sie chemischer Erregung leicht zugänglich sein.

Der Befund einer morphologischen Verschiedenheit in der receptorischen Innervation zwischen den Muskeln des Skeletts einerseits, von Auge und Zunge andererseits führt auf die Vermutung eines damit einhergehenden funktionellen Unterschiedes. Ob derselbe gegeben ist in der zeitweise sehr starken Beanspruchung der Skelettmuskulatur oder in den verschwindend kleinen Trägheitswiderständen, die von den Augen- und Zungenmuskeln zu überwinden sind, muß dahingestellt bleiben.

In bezug auf die Übermittler des Kraftsinns gilt zur Zeit als feststehend, daß sie ausschließlich in den Hintersträngen des Rückenmarks ungekreuzt bis zu den Hinterstrangkernen aufsteigen, wo sie eine erste Unterbrechung erfahren. Die dort entspringenden Bahnen gehen teils auf dem Wege des Strickkörpers zum Wurm des Kleinhirns, teils durch die Schleife zum gegenseitigen Sehhügel. Eine weitere Fortsetzung der Bahn gelangt durch die innere Kapsel zur Rinde des Scheitellappens. Die genauere Lokalisation des Kraftsinns überhaupt sowie der einzelnen für ihn in Betracht kommenden Körperabschnitte ist noch strittig.

B. Tiefer Drucksinn.

Gegenüber der früher verbreiteten und auch hier vertretenen Ansicht, daß Berührungs- und Druckempfindungen zusammengehören und gemeinsame Empfänger in der Haut besitzen, ist v. Strümpell[1]) zuerst zu der Auffassung gelangt, daß die beiden Empfindungen zu trennen seien, erstere durch die Haut, letztere durch die tieferen Gewebe vermittelt werde. Bestimmend für ihn waren gewisse klinische Erfahrungen von fehlender Druckempfindung bei erhaltener und anscheinend ungeschmälerter Empfindlichkeit für Berührungen, sowie der verhältnismäßig leere Empfindungsinhalt beim Pressen einer auf schlaffer Haut erhobenen Falte gegenüber dem weit reicheren beim Eindrücken der Haut in die Tiefe[2]). Besonders eindrucksvoll wirkten dann die Beobachtungen Heads[3]) in seinem bekannten Selbstversuch. Er beschreibt seine Überraschung unmittelbar nach der Operation zu finden, daß die Berührung der entnervten Hautstelle mit dem Finger oder dem stumpfen Ende eines Bleistifts stets gefühlt und ziemlich genau lokalisiert werden konnte. Die Leistungen werden dem tiefen Drucksinn zugeschrieben, dessen Empfänger in die Muskeln verlegt werden. Reizschwellen wurden nicht gemessen, auf Verschiebungen der Haut nicht geachtet. Trotter und Davies[4]) sind bei der Nachprüfung der Headschen Befunde auf dieselben Erscheinungen gestoßen und geben ihnen einen psychologischen

[1]) v. Strümpell, A.: Dtsch. med. Wochenschr. 1904, Nr. 39 u. 40.

[2]) Vgl. hierzu v. Frey: Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 43, S. 98. 1923.

[3]) Head, H.: Brain Bd. 28, S. 99. 1905 u. Bd. 31, S. 323. 1908. Man vgl. hierzu auch die Darstellung von P. May: Ergebn. d. Physiol. Bd. 8, S. 657. 1909, deren Benutzung durch die mangelhafte Übersetzung allerdings sehr erschwert ist.

[4]) Trotter, W. u. H. M. Davies: Journ. of physiol. Bd. 38, S. 134. 1909; Journ. f. Psychol. u. Neurol. Bd. 20, Ergänzungsheft 2. 1913.

Hintergrund, indem sie zwischen „moving contact" und „static contact" unterscheiden, was ungefähr unserer Berührungs- und Druckempfindung, also der Auffassung v. Strümpells entspricht. Für Boring[1]), der sonst den Angaben Heads sehr kritisch gegenübersteht, steht das Vorhandensein eines tiefen Drucksinns von vornherein außer Zweifel, weil er glaubt, schon auf normaler Haut bei zunehmender Deformation das Hinzutreten einer „subcutaneous pressure" zur einfachen Druckempfindung ohne weiteres wahrnehmen zu können. Ebenso sind Goldscheider und Hoefer[2]) überzeugt, daß die Introspektion genügt, um festzustellen, was in einem Wahrnehmungsinhalt auf oberflächliche, was auf tiefe Empfänger bezogen werden muß. Sie halten es für ausreichend, eine Fläche der Haut von 2,5 cm Durchmesser zu vertauben, um die bei Belastung mit mehreren hundert Gramm auftretenden Empfindungen dem tiefen Drucksinn zuzuschreiben. Der Ausbreitung der Deformation auf die Umgebung wird „wenig" Bedeutung zuerkannt.

So wenig wie diese Beobachtungen beweist die Vibrationsempfindung das Vorhandensein eines tiefen Drucksinns, worüber in Abschnitt 12 gehandelt worden ist.

Bei der außerordentlichen Empfindlichkeit der Haut gegen jede Art von Deformation (vgl. 6, 11) ist eine Prüfung der tiefen Druckempfindlichkeit ohne Gefahr einer Täuschung von seiten der Haut nur dann durchführbar, wenn letztere in größerer Ausdehnung vertaubt wird. Hierzu stand bisher neben der Vereisung nur die Infiltration mit narkotischen Lösungen zur Verfügung. Die Wirkungen beider Eingriffe sind verhältnismäßig flüchtig; sie sind ferner dem Einwand ausgesetzt, daß neben den afferenten Nerven für die Haut auch noch solche der tieferen Gewebe gelähmt werden. Neuerdings ist es gelungen, der Einführung von narkotischen Mitteln in die Haut mittels Elektrosmose eine Form zu geben, die sie für den vorliegenden Zweck besonders geeignet macht[3]). Durchströmungen von 10 Minuten Dauer genügen, um auf Flächen der Haut von sozusagen beliebiger Ausdehnung alle Empfindungsqualitäten für 3—4 Stunden zum Verschwinden zu bringen ohne Beeinträchtigung der tiefen Sensibilitäten (durchziehende Hautnerven, tiefer Schmerz, Eigenreflexe der Muskeln). Unter Benützung dieses Verfahrens sind v. Frey, Rein und Strughold[4]) zu folgenden Ergebnissen gelangt:

1. Wird die Belastungsschwelle für Reizflächen von $^1/_6$ qcm bzw. 1 qcm bestimmt einmal auf vollempfindlicher Haut, sodann nach Vertaubung derselben über eine Fläche von 20 qcm, so steigt die Schwelle auf das Mehrhundertfache. Sie ist dabei identisch für die beiden Reizflächen, obwohl die spezifischen Belastungen, d. h. die in die Tiefe wirkenden Drücke sich wie 6 : 1 verhalten.

2. Wird die vertaubte Fläche konzentrisch auf 60 qcm vergrößert, so steigt die Schwelle neuerdings um 100 und mehr Prozent, und zwar wiederum in gleichem Maße für die beiden Reizflächen.

3. Wird am Orte der Reizfläche ein Faden durch die Haut gezogen und mittels desselben Zugwirkungen auf die Haut ausgeübt, so fallen die Schwellen für Druck und Zug praktisch zusammen.

4. Die Empfindungen, die bei schwellenmäßiger Deformation des Mittelpunktes einer vertaubten Fläche entstehen, werden von den Versuchspersonen

[1]) Boring, E. G.: Quart. journ. of exp. physiol. Bd. 10, S. 1. 1916.

[2]) Goldscheider, A. u. P. Hoefer: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 199, S. 292. 1923.

[3]) Rein, H.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 81, S. 125 und 141. 1924.

[4]) v. Frey, H. Rein und H. Strughold: Zeitschr. f. Biol. Bd. 82, S. 359. 1924. — v. Frey: Verh. physik.-med. Ges. Würzburg Bd. 49, S. 209. 1924; Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie Bd. 98, S. 113. 1925.

als Spannungen beschrieben, die in der Umgebung auftreten und je nach Umständen nach dem medialen, lateralen usw. Rand der verstaubten Fläche verlegt werden. Diese Lokalisationen treten auch bei geübten Beobachtern erst nach wiederholter Darbietung der Reize auf.

5. Wird auf die Ränder eines vertaubten Gebietes von 9 cm Durchmesser das Fadenkreuz einer binokularen Lupe eingestellt, so läßt sich für die subjektiv gleichen, d. h. schwellenmäßigen Druck- und Zugreize eine gleiche Hautverschiebung in Richtung gegen den Reizort (= Mittelpunkt der vertaubten Fläche) von im Mittel 0,3 mm nachweisen.

6. Die auf vertaubter Haut zu schwellenmäßiger Reizung erforderlichen Kräfte (Gewichte) sind am größten, wenn sie genau normal zur Hautfläche angreifen. Es genügen schon kleinere, wenn neben der normalen auch eine tangential gerichtete (schiebende und zerrende) Komponente auftritt.

Diese und andere Befunde, die an einer Anzahl Versuchspersonen bei unwissentlichem Verfahren erhoben worden sind, sprechen im Sinne einer schon früher geäußerten Vermutung, daß die sinnesphysiologischen Leistungen, die von den vorgenannten Forschern dem tiefen Drucksinn zugeschrieben werden, in erster Linie auf einer Ausbreitung der gesetzten Deformationen über die Grenzen der anästhetischen Gebiete beruhen. Die bisher vorliegenden Angaben über das Verhalten des tiefen Drucksinns bedürfen demnach einer Überprüfung.

Die vorstehend skizzierten Versuche haben weiter gelehrt, daß die in den tiefen Geweben anzunehmenden Empfänger eine unerwartete Unempfindlichkeit gegen Druckreize der angegebenen Form aufweisen, selbst wenn diese weit über 1 Atmosphäre gesteigert werden. Über die Frage, ob andere Reizformen sich wirksamer erweisen, sind Versuche im Gange.

III. Das Zusammenwirken der Sinneseinrichtungen.

Die Wirkung eines Sinnesreizes ist im allgemeinen keine streng elektive, d. h. es werden in der Regel zwei oder mehrere Arten von Empfängern in Erregung versetzt. Die Beschränkung auf nur eine Art gelingt am ehesten beim Gehör und Gesicht, wo weitgehende Anpassung an bestimmte Reizformen und äußerst niedere Schwellen die Fernhaltung anderer Sinne begünstigen. Hierdurch sowie durch die Leichtigkeit, mit der die Reizwirkung auf diese Sinne ausgeschaltet, geschwächt oder verändert werden kann, tritt die Besonderheit der zugehörigen Empfindungen so eindringlich hervor, daß über ihren Anteil an einer Wahrnehmung kaum jemals ein Zweifel besteht. Die zu den beiden Sinnesgebieten zählenden Eindrücke zeichnen sich demgemäß durch große Selbständigkeit aus, die im Verein mit ihrer Leistungsfähigkeit die bevorzugte Stellung bedingt, die ihnen im praktischen Leben, in der Kunst und in der wissenschaftlichen Durchforschung zukommt.

Auf den übrigen Sinnesgebieten ist eine solche Beschränkung nur ausnahmsweise möglich. Die Reize pflegen verschiedene Arten von Empfängern zu ergreifen, da diese räumlich einander benachbart sind, der Einwirkung gleich offen stehen und sich in ihren Schwellenwerten nicht in so hohem Maße voneinander unterscheiden. Das mehr oder weniger regelmäßige gemeinschaftliche Auftreten der entsprechenden Modalitäten und Qualitäten der Empfindung fördert ihre Verschmelzung, wobei Komplexe entstehen, deren Auflösung meist nicht ohne weiteres gelingt. Die zu überwindenden Schwierigkeiten sind hauptsächlich dadurch bedingt, daß der entstehende Eindruck nicht als eine Summe von elementaren Gegebenheiten erscheint, sondern entsprechend dem eingeborenen Zwange zur Verdinglichung als eine Eigenschaft des Reizes, zu deren Kenn-

zeichnung es kaum jemals an einem fertigen Begriffe fehlt. Aus solchen Empfindungskomplexen leiten sich ab die Aussagen über den Aggregatzustand der Umgebung (gasförmig, flüssig, fest), über das Material und die Schwere von Körpern, über ihre Gestalt, Härte, Elastizität, Dichte, die Glätte, Rauhigkeit, Trockenheit, Nässe, Klebrigkeit ihrer Oberfläche und viele andere. Einige wenige dieser Komplexe sind in bezug auf ihre psychologischen Grundlagen näher untersucht, so der Eindruck der Schwere und des spezifischen Gewichts durch Friedländer[1]), der Glätte und Rauhigkeit durch Thunberg[2]) und Katz[3]), der öligen Glätte durch Cobbey und Sullivan[4]) u. a. m. So wie hier Verschmelzungen von Kraft- und Druckempfindungen bzw. von Druck- und Temperaturempfindungen zustande kommen, so auch solche von Tast- und Geschmacksempfindungen bei der Einführung von adstringierenden, alkalischen, sauren usw. Lösungen in die Mundhöhle[5]). Überaus häufig begegnet auch die Verschmelzung von Druck- und Schmerzempfindung, wofür die Ausdrücke Stechen, Schneiden, Reißen usw., allerdings nicht in strenger Sonderung von rein schmerzhaften Erlebnissen, gebräuchlich sind. Sehr eigentümlich ist die Zunahme des Schwereeindrucks, wenn stark gekühlte Gewichte auf gewisse Hautstellen gesetzt werden[6]). Sie entsteht aus einer Verschmelzung von Druckempfindung mit dumpfen Schmerz[7]). Empfindungskomplexe sind ferner die Wahrnehmungen von Lage und Bewegung des eigenen Körpers, wie oben Abschnitt 16 dargelegt worden ist.

Alle diese Eindrücke bieten sich wie etwas unmittelbar Gegebenes dar und lassen ohne experimentelle Analyse nur ausnahmsweise die sinnlichen Bestandteile erraten, die in sie eingehen. Es handelt sich hier, wie v. Kries wiederholt ausgeführt hat, um das Ergebnis eines physiologischen Mechanismus, durch welchen die sinnlichen Bestandteile mit empirisch erworbenen Begriffen unmittelbar zu einem als Urteil zu bezeichnenden psychologischen Tatbestand verknüpft werden[8]).

In derselben Weise wie in den angeführten Beispielen die aus verschiedenen Sinnesgebieten stammenden Erregungen zu einem Eindruck von geschlossener Einheitlichkeit verknüpft werden, so auch die Erregungen innerhalb eines und desselben Sinnesgebietes. Die Verknüpfung ist hier im allgemeinen noch inniger, so daß Gebilde entstehen, die wie ursprüngliche, nicht weiter zerlegbare Empfindungen besonderer Qualität oder Modalität anmuten, woraus sich erklärt, daß ihre Zugehörigkeit zu einem bestimmten Sinnesgebiet oft lange Zeit in der Schwebe bleiben kann[9]). Die Entscheidung ist dann nur durch anatomische und physiologische Feststellungen zu erbringen. So hat sich die Zugehörigkeit des Juckens zum (oberflächlichen) Schmerz[10]), von Kitzel, Schwirren und Berührungsempfindung zum Drucksinn nur auf diesem Wege sicherstellen lassen[11]).

---

[1]) Friedländer, H.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 83, S. 129. 1919.

[2]) Thunberg, T.: Nagels Handb. d. Physiol. Bd. 3, S. 707. 1905; vgl. auch S. Alrutz: I. Kongr. f. exp. Psychol., Leipzig 1904, S. 44.

[3]) Katz, D.: Die Erscheinungsweise der Tasteindrücke. Rostock 1920.

[4]) Cobbey, L. W. u. A. H. Sullivan: Americ. journ. of psychol. Bd. 33, S. 121. 1922.

[5]) v. Skramlik, E.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 53, S. 36. 1922.

[6]) Weber, E. H. in R. Wagners Handwörterb. d. Physiol. Bd. 3, II, S. 512. Braunschweig 1846.

[7]) v. Frey: Zeitschr. f. Biol. Bd. 66, S. 411. 1916; Sitzungsber. d. physik.-med. Ges. Würzburg, 18. V. 1916.

[8]) v. Kries: in Helmholtz' Physiol. Optik, 3. Aufl., Bd. 3, S. 489. 1910; v. Kries: Allgemeine Sinnesphysiologie, S. 135. Leipzig 1923.

[9]) v. Frey: Psychol. Forsch. Bd. 3, S. 209. 1923; Zeitschr. f. Biol. Bd. 79, S. 303. 1923.

[10]) Winkler, F.: Arch. f. Dermatol. u. Syphilis Bd. 99, S. 281. 1910. — Felix, K. u. v. Frey: Zeitschr. f. Biol. Bd. 78, S. 52. 1922.

[11]) v. Frey: Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 43, S. 93. 1923.

Als Beispiele derartiger Verknüpfungen mögen folgende angeführt sein: Die Stetigkeit der räumlichen und zeitlichen Erstreckung des Eindrucks, wenn eine Anzahl benachbarter Nervenenden gleichzeitig bzw. hintereinander vom Reize getroffen werden. Großflächige Deformationen der Haut werden als solche, nicht als ein Nebeneinander vieler Einzelerregungen wahrgenommen; ebenso wird beim Streichen über die Haut die Bewegung des Reizes als eine stetige empfunden, nicht als ein Springen derselben von Nervenende zu Nervenende. Zu letzterer Modifikation des Eindrucks kommt es nur, wenn kleinflächige, schwellennahe Reize sehr langsam über die Haut wandern. Mit der Verschmelzung der Einzelerregungen eines gleitenden Reizes hängt wiederum die unmittelbare Auffassung seiner Bewegung zusammen, im Gegensatz zu ihrer Feststellung auf Grund von Beobachtung und Vergleichung bei langsamem Fortschreiten desselben. Sicherlich wird bei stärkeren Reizen die zeitliche Verschmelzung der Erregungen durch eine gewisse Nachdauer derselben, die räumliche Verschmelzung durch Irradiation gefördert. Dies sind aber eben schon Umformungen, die der Erregungsvorgang in zentralen Teilen des Nervensystems erfährt; die Empfänger des Drucksinns zeigen keine deutlichen Erscheinungen von Nachdauer[1]).

Von einer zeitlichen Verschmelzung kann auch dann gesprochen werden, wenn rasch verlaufende Änderungen der Erregungsstärke unmittelbar in den Empfindungsinhalt eingehen, sozusagen sein Gesicht bestimmen, wie dies für das Schwirren, die flüchtige Berührungsempfindung u. a. zutrifft.

Endlich gehören hierher die Umgestaltungen der peripheren Erregungsvorgänge, auf die oben S. 112 und 116 Bezug genommen wurde und die darin bestehen, daß in benachbarten Bahnen des Drucksinns gleichzeitig gesetzte Erregungen sich gegenseitig verstärken, abstumpfen und scheinbar einander nähern. Hierauf beruht, wie dort ausgeführt wurde, in erster Linie die Verschiedenheit der Werte für Sukzessiv- und Simultanschwellen, die Vieldeutigkeit des Ortswertes einer Hautstelle, der in gesetzmäßiger Weise durch den „Stellungsfaktor" der jeweiligen Gliederstellung mit bestimmt wird, und die damit zusammenhängenden Täuschungen[2]).

Die angeführten Beispiele dürften zeigen, daß das Zusammenwirken der Sinneseinrichtungen nicht der bloßen Summation der Erregungen gleichzusetzen ist, sondern daß es sich um Verknüpfungen zu neuen Formen handelt, die von v. Ehrenfels als „Gestaltqualitäten" bezeichnet worden sind[3]). Auf die alle Wahrnehmungsakte umfassende Bedeutung dieser Vorgänge, ihren urteilsmäßigen Charakter und ihre weit in das physiologische Geschehen hineinreichenden Grundlagen haben besonders v. Kries und W. Köhler hingewiesen[4]).

[1]) Drechsel, J.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 80, S. 150. 1923.
[2]) v. Skramlik, E.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 201, S. 250. 1923.
[3]) v. Ehrenfels, Chr.: Vierteljahrsschr. f. wiss. Philos. Jg. 14, S. 249. 1890.
[4]) v. Kries, J.: Allgemeine Sinnesphysiologie. Leipzig 1923. Köhler, W.: Die physischen Gestalten in Ruhe und im stationären Zustand. Braunschweig 1920; ferner Jahresber. üb. d. ges. Physiol. Bd. 3, S. 512. 1922; Psychol. Forschung Bd. 6, S. 358. 1925.

Thermoreceptoren.

I. Temperatursinn des Menschen.

Von

A. Goldscheider

Berlin.

Mit 6 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Weber, E. H.: in Wagners Handwörterb. (Braunschweig) Bd. III. Tastsinn und Gemeingefühl, S. 520. 1842—53; auch als Sonderabdruck erschienen. Braunschweig 1851. — Hering: in Hermanns Handb. d. Physiol. Bd. III. Leipzig 1879—82. — Blix: Upsala lakareförenings forhandl. Bd. 18. 1883; Zeitschr. f. Biol. Bd. 20. 1884 u. Bd. 21. 1885. — v. Frey: Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. 1894 usw. — Goldscheider: Ges. Abh. Bd. I. Leipzig 1898. — Thunberg: in Nagels Handb. d. Physiol. Bd. III. S. 669. 1905. — Lewandowsky: Handb. d. Neurol. Berlin 1910—14.

I. Receptorischer Apparat.

a) Kälte- und Wärmepunkte.

Der Wahrnehmung der Temperaturreize dient ein doppelter Aufnahmeapparat, der eine für die Kälte-, der andere für die Wärmereize bestimmt[1]). Den Endorganen entsprechen räumlich getrennte Sinnespunkte der Haut, die *Kälte-* und *Wärme*punkte (Magnus Blix 1883; unabhängig von ihm A. Goldscheider 1884). Erstere finden sich zahlreicher als letztere. Die Reizung eines einzelnen Punktes erzeugt nicht eine eigentlich punktartige, sondern eine scheibenförmig ausgebreitetere Empfindung, die bei den Kältepunkten fast momentan ihre Höhe erreicht („aufblitzend"), bei den Wärmepunkten anschwellend und noch mehr als bei jenen sich verbreitend, an manchen Körperstellen wie in die Tiefe hin sich ausbreitend verläuft (Mammillargegend, Bauchhaut). Empfindliche Punkte hinterlassen eine längere Nachempfindung. Die Intensität der Empfindung ist, abgesehen von der Reizstärke an den einzelnen Punkten, eine verschiedene. Mit demselben Reizobjekt erregt, spricht der eine Kältepunkt mit einem eisigen, der andere nur mit einer kühlen Empfindung an, und dazwischen gibt es Abstufungen. Auch regionär, d. h. an den verschiedenen Körpergegenden, ist die Kälteempfindlichkeit verschieden (siehe später), was nicht allein von der Zahl, sondern auch von der Empfindlichkeit der Punkte abhängt; immerhin weisen die empfindlicheren Stellen auch eine größere Punktzahl auf. Das gleiche gilt für die Wärmepunkte.

Die Reizschwellen sind ungleich, an den empfindlichsten Punkten am kleinsten. Ich fand an der Beugefläche meines linken Unterarmes (Eigentemperatur 33° C) die Reizschwellen der Kältepunkte bei 32—30,5°, der Wärmepunkte bei 34,3—36°. Abweichend sind die

[1]) Als erster hat die Dualität des Temperatursinnes behauptet Herzen (Lo sperimentale de Florence, Okt. 1879).

Angaben von Siebrand[1]): Kältepunkte am Unterarm bei 29,5—27°, am Daumenballen bei 28,5—27,5°. Am Unterarm war bei einer Hauttemperatur von 34° die Reizschwelle 30°, durch Erwärmung der Haut auf 39—40° stieg sie auf 35°, durch Abkühlung auf 33° sank sie auf 29°. Leegaard[2]) bestimmte die thermische Indifferenzzone bei Gesunden als meist nicht größer als 0,5°, seltener bis 1,0° reichend; gewöhnlich in der Höhe von 28—29° befindlich.

Bezüglich der Zahl und Anordnung der Temperaturpunkte bestehen Differenzen. Blix, Donaldson, Sommer, v. Frey, Head u. a. beanstanden die von mir behauptete und gezeichnete Dichtigkeit der Lagerung der Punkte. Ich habe deshalb meine früheren Angaben einer sorgfältigen Nachuntersuchung unterzogen und halte auf Grund derselben an meiner ersten Darstellung fest[3]). Die Differenz bezieht sich besonders auf die Wärmepunkte. Die Punkte sind eng umgrenzt, vorwiegend in Kettenform angeordnet. Zuweilen trifft man

Abb. 16.

Abb. 17.

Abb. 18.

Abb. 19.

Abb. 16. Wärmepunkte ∘ und Kältepunkte · von einer gut temperaturempfindlichen Stelle der Beugefläche des Vorderarms. Die Abbildung zeigt das enge Aneinandergrenzen von Wärme- und Kältepunkten.

Abb. 17. Wärmepunkte vom Vorderarm. Die dicken Punkte sind die mittels schwachen Wärmereizes gefundenen; die übrigen wurden bei höher temperiertem Reiz festgestellt. Die Abbildung läßt die Verschiedenheit der Punktschwellenwerte erkennen.

Abb. 18. Wärmepunkte von einer mäßig wärmeempfindlichen Stelle des Handrückens.

Abb. 19. Wärmepunkte von einer gut wärmeempfindlichen Stelle des Handrückens.

solche an, die ausgedehnter und fleckenartig erscheinen, man vermag dann aber diese in Gruppen von einzelnen distinkten Punkten aufzulösen. Kälte- und Wärmepunkte können gelegentlich ganz eng zusammen liegen. In der Nähe der Punkte kann die thermische Reizung eine schwache Annäherungsempfindung auslösen.

b) Untersuchungstechnik.

Blix bediente sich zum Aufsuchen der Temperaturpunkte eines hohlen, mit etwas abgestumpfter Spitze endigenden konischen Neusilbergefäßes, welches mit einem Warmwasserkolben und einer kaltes Wasser enthaltenden Flasche verbunden ist; durch Heben und Senken der letzteren wird kaltes oder warmes Wasser dem Konus zugeführt.

Goldscheider benutzte für die Kältepunkte ein feines Pinselchen, das in Schwefeläther getaucht wurde (Unna: feine, mit Äther gefüllte Capillarröhrchen). Ferner hohle oder solide zugespitzte Messingzylinder, die abgekühlt oder erwärmt werden können. Die Bezeichnung der Punkte geschah mittels feiner Zeichenfedern und Zeichentinte oder Anilinfarben. Später bediente er sich für die Wärmepunkte eines elektrisch erwärmten Metallstäbchens, das in eine feine gerundete Spitze ausläuft.

Die Blixsche Vorrichtung ist mehrfach modifiziert worden. Kiesow[4]) veränderte die Temperatur des Hohlkegels, welcher mit einer mit kaltem Wasser und einer mit warmem Wasser gefüllten Flasche verbunden war, durch Heben und Senken der einen oder anderen Flasche. Zur Vermeidung der Wärmestrahlung Überzug der Spitze mit Guttapercha. Alrutz[5]) gab dem Hohlgefäß eine feinere Spitze und nahm zur Bezeichnung fein ausgezogene Glasstäbchen mit Anilinfarben.

v. Udranszky[6]) konstruierte einen von warmem Wasser durchflossenen Metallhohlzylinder, der durch eine Scheidewand in zwei Hälften geteilt war; um von der einen in die andere Hälfte des Hohlraumes zu gelangen, mußte das Wasser unmittelbar an der abgestumpften Spitze des Instrumentes vorbeifließen.

L. Asher gab dem Blixschen Apparat die Form eines Reagensglases, an dessen Boden in der Mitte eine Spitze angesetzt ist; das Thermometer kann auf diese Weise sehr tief bis nahe an die Spitze eingesenkt werden.

---

[1]) Siebrand: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 45. 1911.

[2]) Leegaard: Dtsch. Arch. f. klin. Med. Bd. 48, S. 207. 1891.

[3]) Goldscheider, A.: Epikritische Bemerkungen usw. Dermatol. Studien Bd. 20. Unna-Festschrift. Dieser Arbeit sind die Abb. 16—19 entnommen worden.

[4]) Kiesow: Wundts Studien Bd. 14. 1898.

[5]) Alrutz: Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 7. 1897; Bd. 10. 1900.

[6]) v. Udranszky: s. bei Veress. Beiträge zur Kenntnis usw. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 89. 1902.

Eulenburg konstruierte einen durch Elektrizität zu temperierenden Thermästhesiometer. Minors Apparat besteht aus 2 Glasgefäßen mit Metallboden und Thermometer, die mit Wasser von verschiedener Temperatur gefüllt sind. Aus jedem Gefäß kann das Wasser mittels eines Kautschukballons aufgesaugt werden, wodurch der Temperaturunterschied der Gefäße verändert wird. (Speziell zur Untersuchung der Unterschiedsempfindlichkeit.)

Sierra benutzt Kälte- bzw. Wärmemischungen: sulfocyansaures Ammonium oder Orfilasche Kältemischung für Kälte, geschmolzenes Ammoniumacetat für Wärme.

Holker: Gefäß mit Kältemischung, Gefäß mit elektrisch erwärmtem Wasser.

Head bediente sich eines in der Art eines Lötkolbens geformten Kupferkolbens, der in eine Verjüngung von 1 qmm Fläche ausläuft und in einer bis dicht an die Spitze reichenden Bohrung ein Thermometer enthält.

Siebrand verwendete solide Messingzylinder, die in einer in der Längsrichtung verlaufenden Bohrung ein Thermometer enthalten. Zur Besserung der Leitung ist zwischen Thermometer und Metallwandung Quecksilber eingelassen.

Da bei allen diesen Vorrichtungen die Temperatur der Spitze nicht genau genug gemessen wird, hat Wohlgemuth[1]) einen „Thermophor" derart konstruiert, daß die Lötstelle eines Thermoelementes die Prüfungsspitze bildet; die andere Lötstelle wird auf konstanter Temperatur erhalten; die Erwärmung erfolgt mittels einer elektrisch erhitzten Platinspirale am Kupferdraht ganz in der Nähe der Spitze. Die an einem eingeschalteten Galvanometer abzulesende Stromstärke läßt, da die Temperatur der anderen Lötstelle bekannt ist, die Temperatur der Spitzenlötstelle berechnen. Der zur Untersuchung der Kältepunkte bestimmte „Cryophor" ist ebenso gebaut, nur wird die Untersuchungsspitze mittels einer zweckmäßigen Vorrichtung mit Äther gekühlt. Die Apparate sind geeicht.

Zur Prüfung der Temperaturempfindung an der Conjunctiva und Cornea benutzte v. Frey folgende Vorrichtungen: Für Kälte weiche Kupferdrähte oder Lamettastreifen, deren Ende zu einer Perle umgeschmolzen wurde; auch kleinste, aus Messingblech ausgestanzte Scheibchen, die mittels Siegellack an einer Borste befestigt wurden. Für Wärme an Borsten geleimte Watteröllchen, die in geschmolzene weiße Vaseline getaucht wurden.

Um bei der Reizung der Temperaturnerven den gleichzeitigen Berührungsreiz auszuschalten, kann man die Wärmestrahlung benutzen. Donaldson[2]): Thermokauter, der nach Zwischenschaltung einer engen Öffnung auf die Haut wirkt. Nagel: Aus einem aufgeblähten Gummisack fließt durch eine Glasröhre ein Luftstrom, der durch Erhitzen der Röhre erwärmt werden kann, gegen die Haut. Alrutz[3]): Sammellinse; durch Einschaltung einer Irisblende (v. Frey) kann der Wärmereiz abgestuft werden. Bei der Reizung der Kältepunkte mittels des Ätherpinselchens ist der Berührungsreiz so gut wie Null. Ponzo[4]): Pipette, in die ein Baumwollfaden eingezogen ist, längs dessen der Tropfen allmählich herabfließt.

c) Veränderung der Erregbarkeit der Temperaturpunkte.

Die Untersuchung soll in einem gut gewärmten Raum stattfinden. An den bekleideten Körperstellen kann die Entblößung eine vorübergehende Herabsetzung der Erregbarkeit bedingen. Letztere wird auch durch die Reizung selbst in störender Weise beeinflußt, was die Einschiebung von Pausen erforderlich macht. Die Erregbarkeitsveränderung ist komplizierter Art, indem zunächst eine Herabsetzung eintritt, welche von einer Steigerung gefolgt ist, an welche sich dann, je nach Stärke der stattgefundenen Reizung, wieder eine Herabsetzung anschließen kann. Dies gilt sowohl für die punktförmige wie für die flächenhafte Reizung der Temperaturpunkte und sowohl für die Kälte- wie für die Wärmepunkte. Bei punktförmiger Reizung beschränkt sich die Erhöhung der Erregbarkeit nicht auf den gereizten Punkt, sondern erstreckt sich auch auf benachbarte Punkte (wie dies auch von den Druckpunkten bekannt ist). Dieselbe tritt zugleich mit der Nachempfindung ein und ist daran erkennbar, daß der gleiche Reiz eine verstärkte Empfindung auslöst; eine Vertiefung der Schwelle scheint nicht zu bestehen. Erregung des Wärmepunktes durch den adäquaten Reiz steigert die Erregbarkeit auch für den mechanischen und Kältereiz (paradoxe Empfindung). Ermüdung des Punktes durch mehrfache adäquate Reizung

[1]) Wohlgemuth: Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 47. 1913.
[2]) Donaldson: Mind Bd. 10, S. 399. 1885.
[3]) Alrutz: Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 7. 1897.
[4]) Ponzo: Arch. ital. de biol. Bd. 60, Nr. 11.

wirkt andererseits ungünstig auch für heterologe Reizung. Die Flächenreize lösen gleichfalls eine irradiierende Wirkung auf die Erhöhung und Vertiefung der Empfindlichkeit der in der Umgebung gelegenen Temperaturpunkte aus. Die Steigerung der Erregbarkeit ist schnell vorübergehend und hängt in ihrem Betrage von der Stärke des Reizes ab derart, daß sie bei schwachen Reizen gering, bei stärkeren deutlicher und nach Überschreitung einer gewissen optimalen Reizstärke wieder geringer ist, während die Herabsetzung der Erregbarkeit mit der Intensität und Dauer des Reizes an Intensität und Dauer zunimmt.

Die durch Abkühlungen und Erwärmungen bedingte Herabsetzung der Erregbarkeit betrifft beide thermischen Apparate, aber in ungleicher Weise.

Gesteigerte Erregbarkeit der Temperaturnerven findet sich physiologisch außer bei adäquater Reizung der receptorischen Endorgane als Folge von *chemischer* Reizung (Menthol, Kohlensäure, Eisessig, Chloroform usw.), ferner bei Kompression und Dekompression des Nervenstammes und bei Regeneration von Nerven. Der hyperästhetische Zustand der Kälte- und Wärmenerven ist mit entsprechenden subjektiven Empfindungen verbunden. Von der wahren Temperatursinnhyperästhesie ist der Zustand gesteigerter Schmerzempfindlichkeit gegen Temperaturreize zu unterscheiden.

Die chemisch ausgelöste Hyperästhesie der Temperaturnerven wurde für Menthol (vorzugsweise Kälte-, aber auch Wärmenerven) und Kohlensäure (Wärmenerven) zuerst von Goldscheider[1]) nachgewiesen. Neuere Untersuchungen von Goldscheider und Joachimoglu zeigen, daß Chloroform und verwandte Körper eine Hyperästhesie der Wärmenerven herbeiführen, in dem Sinne, daß der adäquate Wärmereiz eine erhöhte Wärmeempfindung bedingt; auch eine Hyperästhesie der Kältenerven, die aber ganz flüchtig und von geringer Stärke ist, konnte nachgewiesen werden.

d) Bedeutung der Reizfläche.

Die Intensität der Empfindung hängt außer von der Erregbarkeit, Reizstärke und dem Orte der Einwirkung auch von der Größe der Reizfläche ab. E. H. Weber hat darauf hingewiesen, daß, wenn man in die gleiche Flüssigkeit gleichzeitig einen Zeigefinger und die ganze andere Hand eintaucht, die Empfindung in der Hand eine stärkere ist, und daraus geschlossen, daß die Temperaturempfindung mit der Größe der gereizten Fläche wachse. Jedoch erlaubt die Beobachtung auch die Erklärung, daß die stärkere Empfindung der ganzen Hand darauf beruhe, daß die Mittelhand temperaturempfindlicher ist als der Finger.

Was den *Unterschied zwischen flächen- und punktförmiger Reizung* betrifft, so sind sowohl die physikalischen wie die physiologischen Bedingungen unterschiedlich. Die auf die einzelnen Sinnespunkte entfallende Wärmezufuhr oder Wärmeentziehung ist beim Flächenreiz größer. Ferner tritt eine Art von Summation ein. Ob es sich dabei um eine wirkliche Addition von Empfindungen handelt, ist freilich zweifelhaft; wohl aber treten Verstärkungen der Empfindung der einzelnen Punkte durch die nachbarschaftlichen Reize ein. Die Empfindung des Flächenhaften muß notwendig den Empfindungsinhalt gegenüber der punktförmigen Empfindung vergrößern, was aber nicht mit der Intensivierung der Empfindung gleichbedeutend ist.

Flächenreize haben nach meinen Feststellungen eine tiefere Schwelle als punktförmige[2]).

[1]) Goldscheider, A.: Ges. Abh. S. 251, 305.
[2]) Goldscheider, A.: Zeitschr. f. klin. Med. Bd. 74, H. 3 u. 4. 1911.

Daß die Temperaturempfindung flächenhaft ist und die zwischen den Punkten befindlichen Lücken ausfüllt, ist physiologisch (Irradiation) und psychisch begründet; wir vermögen offenbar nicht eine Vielheit von gleichzeitig gereizten Punkten diskontinuierlich zu empfinden.

e) Unterschiede in dem Verhalten der Kälte- und Wärmenerven.

Ein unterschiedliches Verhalten der Kälte- und Wärmeempfindlichkeit gegenüber einer gleichsinnigen Beeinflussung beobachtete zuerst Herzen[1]). Er fand, daß beim Eingeschlafensein der Glieder die Empfindung für Kälte aufgehoben, für Wärme erhalten sei. Zunächst verschwinde die Empfindlichkeit für taktile Eindrücke, dann die für Kälte; viel später erst für Wärme und bald darauf für Schmerz. Ich[2]) bestätigte die grundlegende Beobachtung auf Grund von Kompressionsversuchen am Ischiadicus, Ulnaris, Medianus und Radialis. Ich fand als erstes Symptom der Nervenkompression Herabsetzung der Kälte- und Druckempfindlichkeit, welcher sich ein Zustand erhöhter Erregbarkeit der die Wärmeempfindung leitenden Nerven beigesellen kann. Weiterhin verschwindet die Kälteempfindlichkeit ganz, während die Druckempfindlichkeit zwar bedeutend herabgesetzt, aber nicht aufgehoben ist; Wärme- und Schmerzempfindung sind mäßig beeinträchtigt. Bei weiterer Kompression werden auch letztere mehr und mehr herabgesetzt; Schmerzempfindung kann verschwinden, während Wärmempfindung noch besteht. Nach der Aufhebung der Kompression treten prickelnde, brennende, stechende sowie Kälte-, Wärme- und Hitzeempfindungen auf, verbunden mit einer schnell vorübergehenden Hyperästhesie für Kälte- und Druckreize. Biernacki[3]) fand bei Kompression des Ulnaris Anästhesie für Kälte-, Hyperästhesie für Wärme- und Schmerzreize.

Injektion von Cocain in kleinere Nervenstämme erzeugt im Ausbreitungsgebiet eine Anästhesie, welche die Temperaturempfindungen stärker betrifft als die Druck- und Schmerzempfindung, aber nicht mit Bevorzugung der Kälteempfindlichkeit, sondern für beide Qualitäten gleichmäßig. Herabsetzung der Leitungsfähigkeit durch starke faradische Reizung bedingt eine alle Qualitäten mehr gleichmäßig betreffende Herabsetzung. Dieselben verhalten sich somit gegen leitungsstörende Eingriffe je nach deren Art verschieden.

Starke Abkühlung hat ein Erlöschen der Kälteempfindlichkeit bei noch erhaltener, wenn auch herabgesetzter Wärmeempfindlichkeit zur Folge [Goldscheider[4])]. Nach subcutanen und intracutanen Injektionen von Stovain hat Ponzo[5]) Anästhesie für Kältereize bei erhaltener Wärmeempfindlichkeit beobachtet, was Schilder[6]) bestätigt, der zugleich auf erhöhte Wärmeempfindlichkeit hinweist. Meine mit Hahn[7]) angestellte Nachprüfung hat ergeben, daß intracutane Stovaininjektion den gesamten Temperatursinn lähmt, aber allerdings die Empfindung der Kälte mehr als die der Wärme. Ein ähnliches Ergebnis hat die intracutane Injektion von Chloroformwasser und von Hexeton.

Bei Rückenmarksanästhesierung verschwinden nach Thöle[8]) die Schmerz- und Temperaturempfindungen früher als die Druckempfindung und kehren in umgekehrter Reihenfolge zurück. Baglioni und Pilotti[9]) beobachteten, daß die verschiedenen Qualitäten in der Reihenfolge Schmerz, Kälte, Wärme, Druck verschwinden und umgekehrt zurückkehren. Bei örtlicher Einwirkung anästhesierender Stoffe auf die Oberfläche der Haut oder der Zunge wird die Temperaturempfindung nach *meinen* Beobachtungen stärker betroffen als die

[1]) Herzen: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 38. 1885.
[2]) Goldscheider, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 39. 1886.
[3]) Biernacki: zit. Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. Bd. 40, S. 952.
[4]) Goldscheider, A.: Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. Bd. 18, H. 3. Auch als Sonderabdruck: Eine neue Methode der Temperatursinnprüfung, S. 37. Berlin: A. Hirschwald 1887.
[5]) Ponzo: Arch. f. d. ges. Psychol. Bd. 14. 1909.
[6]) Schilder: Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie Bd. 14, H. 4/5. 1913.
[7]) Goldscheider und Hahn: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 206. 1924.
[8]) Thöle: Neurol. Zentralbl. 1912, S. 10.
[9]) Baglioni u. Pilotti: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 23, S. 869. 1909.

Druck- und Schmerzempfindung; das gleiche gilt für subcutane Injektionen (s. oben), während intracutane die verschiedenen Qualitäten gleichmäßiger lähmen.

Die Abschnürung eines Fingers bringt nach Fabritius und Bermann[1]) Schmerz- und Temperaturempfindung später zum Verschwinden als die Druckempfindung.

Hacker[2]) konnte durch Anästhesierung der Hautoberfläche eine isolierte Lähmung der Kälteempfindlichkeit und des Oberflächenschmerzes auslösen.

Nach meinen früheren und neuerdings mit Hahn wiederholten Untersuchungen bedingt Eisessig und Cocainisierung einer von der Epidermis entblößten Hautstelle keine Dissoziation der Temperaturempfindungen, wohl aber Kataphorese einer 2proz. Cocainlösung, nach welcher die Kälteempfindung aufgehoben, die Wärmeempfindung stark herabgesetzt war. Chloroform und ähnliche Körper erzeugen bei percutaner Anwendung eine dissoziierte Kältelähmung bei herabgesetzter, aber immerhin noch vorhandener Wärmeempfindlichkeit.

Hackers Angabe, daß intracutan injizierte Kochsalzlösung eine partielle Aufhebung der Kälte- und Schmerzempfindlichkeit bedinge, konnte ich (mit Hahn) nur mit der Einschränkung bestätigen, daß stets gleichzeitig die Wärme- und Druckempfindung, wenn auch in geringerem Maße, mitbetroffen war.

Schon früher hatte ich gefunden, daß durch intensive Behandlung einer von der Hornschicht entblößten Hautstelle mit gasförmiger Kohlensäure die Kälteempfindlichkeit vollkommen aufgehoben wurde, während die Wärmeempfindlichkeit, wenn auch stark abgeschwächt, noch erhalten war[3]). Alle diese physiologischen Dissoziationen unterscheiden sich von der pathologischen dadurch, daß die erhaltenen Qualitäten stark abgeschwächt sind.

f) Reizung mittels nichtadäquater Reizung.

1. Mechanisch, elektrisch.

Die *mechanische* Erregbarkeit der Temperaturpunkte wurde zuerst von *mir*, die faradische von Blix und *mir* beschrieben. Schon früher ist die Erzeugung von Temperaturempfindungen durch starke elektrische Ströme von Ritter, E. du Bois-Reymond, v. Vintschgau und *mir* beobachtet worden[4]). Auch durch Faradisation der Nervenstämme lassen sich Kälte- und Wärmeempfindungen im Ausbreitungsgebiet der Nerven auslösen; ebenso durch mechanische Reizung derselben. v. Frey wies die faradische Erregbarkeit der Kältepunkte besonders an der Corona glandis nach. *Ich* beobachtete beim Exstirpieren von Hautstückchen, die je einen Kälte- oder Wärmepunkt enthielten, in einem bestimmten Moment des Durchschneidens eine aufblitzende Kälte- oder Hitzeempfindung[5]). Wie es scheint, sind die Temperaturnervenfasern in ihrer Kontinuität thermisch nicht reizbar (s. jedoch unten über paradoxe Empfindungen).

2. Chemisch.

Gasförmige Kohlensäure erzeugt eine Wärmeempfindung, welche durch chemische Reizung der Wärmenervenendigungen bedingt ist[6]). Wärmereize werden in diesem Zustande verstärkt empfunden. Bei längerer Einwirkung bedingt die Kohlensäure eine Herabsetzung der Temperaturempfindlichkeit, die für Kältereize stärker ausgesprochen ist, als für Wärmereize. Auch die taktilen bzw. schmerzleitenden Nerven der Haut werden durch die Kohlensäure gereizt (bis zum Schmerz) bzw. gelähmt. Auch Sauerstoff löst eine freilich sehr geringe Wärmeempfindung aus[7]).

Vorwiegend auf die Kältenerven wirkt Menthol, welches durch chemische Reizung derselben Kälteempfindung und erhöhten Erregbarkeitszustand mit Vertiefung der Schwellenwerte hervorbringt, während die Wärmenerven in viel geringerem Maße betroffen werden. Auch die übrigen sensiblen Hautnerven werden gereizt. Bei weiterer Einwirkung kommt

[1]) Fabritius u. Bermann: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 151, S. 125. 1913.
[2]) Hacker: Zeitschr. f. Biol. Bd. 64. 1914.
[3]) Goldscheider, A.: Verhandl. d. physiol. Ges. zu Berlin 7. XI. 1887; Ges. Abh. Bd. 1, S. 310.
[4]) Vgl. meine Dissert. über Lehre von der spez. Energie der Sinnesnerven. 1881.
[5]) Goldscheider, A.: Ges. Abh. Bd. 1, S. 226.
[6]) Goldscheider, A.: Ges. Abh. Bd. 1, S. 305; vgl. auch Med. Klinik 1911, Nr. 20.
[7]) Goldscheider u. Ehrmann: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 206, S. 303. 1924.

es zur Hypästhesie[1]). Nach einer Beobachtung von Schwenkenbecher[2]) über Mentholvergiftung erzeugt Menthol auch vom Blut her Kälteempfindung. Rollett[3]) hat die Mentholwirkung zu Unrecht auf die Schmerznerven bezogen, während Alrutz[4]) in zutreffender Weise eine durch Menthol bedingte Hyperalgesie gegen Kälte- und Wärmereize neben der Kältehyperästhesie feststellte.

Wenn man die Kohlensäure- und Mentholwirkung kombiniert, indem man eine Hautstelle mit Menthol einreibt und dem Kohlensäurestrom oder einem Kohlensäurebad aussetzt, so tritt an derselben die Wärmeempfindung in verstärkter Weise bzw. im Wettstreit mit Kälteempfindung auf (Goldscheider).

Alrutz[5]) gelang es, an den Temperaturpunkten, über denen er die Haut perforierte, mittels Salpetersäure, Schwefelsäure und Natronlauge die bezüglichen Empfindungen auszulösen. Wärmeempfindung trat später auf als Schmerz, Kälteempfindung bald früher, bald gleichzeitig.

Grützner[6]) vermißte bei Reizung künstlich angebrachter Hautwunden mittels verschiedener chemischer Stoffe Temperaturempfindungen (bis auf vereinzelte schwach ausgeprägte Ausnahmen). Dies Ergebnis war aber offenbar dadurch bedingt, daß er Hautstellen von zu geringer Temperaturempfindlichkeit wählte (Finger). Bei meiner Wiederholung der Versuche mit Hahn konnten wir, indem wir die Wunden mit Normalsalzsäure, Jodnatriumlösung, Normalkalilauge, Kaliumchloridlösung, Ammoniak, Monochloressigsäure, Chlorwasser bestrichen, Kälte- und Wärmeempfindungen deutlich auslösen[7]).

Rollett[8]) beschrieb eine durch Chloroform erzeugte Kälteempfindung, die er aber auf Verdunstung bezog. Alrutz[9]) fand, daß auch warmes Chloroform, mittels einer Korkscheibe an die Hand angedrückt, Kälteempfindung und an den Stellen mit guter Wärmeempfindlichkeit Wärmeempfindung erzeugt. Ebbecke[10]) weist auf die zeitliche Folge von Kälte-, Wärme- und Schmerzempfindung bei örtlicher Chloroformeinwirkung hin.

An unverletzter Haut werden Temperaturempfindungen erzeugt durch Eisessig, Natronlauge, Ammoniakgas, Alcohol absol., Äther, Chlorwasser, Senföl, Campher, Campher-Äther, Cantharidin, Chloroform und die dem letzteren verwandten Körper Dichlormethan, Tetrachlormethan, Äthylidendichlorid, Äthylidenchlorid, Tetrachloräthan, Pentachloräthan, Dichloräthylen, Trichloräthylen, Tetrachloräthylen.

Alle diese Substanzen erregen auch die taktilen Nerven (Empfindungen von Spannung, Prickeln, Stechen) und erzeugen Schmerz. Das Vermögen, die Temperaturnerven chemisch zu reizen, beschränkt sich nicht auf bestimmte Stoffe, sondern ist allen Substanzen eigen, welche die sensiblen Hautnerven zu erregen imstande sind. Die chemische Reizschwelle der Temperaturnerven ist niedriger als die zur Schmerzerzeugung erforderliche. Ob Kälte- oder Wärmeempfindung zuerst auftritt oder überwiegt, hängt zum Teil davon ab, ob die gereizte Stelle vorwiegend kälte- oder wärmeempfindlich ist, zum Teil von einer spezifischen Wirkung des betreffenden Stoffes. Häufig tritt zuerst Kälteempfindung auf, wird aber dann durch Wärmeempfindung überlagert; aber auch das Umgekehrte kommt vor [Goldscheider, Joachimoglu, Hahn[11])].

Im allgemeinen gehen die Temperaturempfindungen dem Prickeln und Brennen voran, außer an der Gesichtshaut. Eisessig und Natronlauge erzeugen meist zuerst Prickeln und Stechen und erst später Temperaturempfindungen.

Die Temperaturempfindung wird diskontinuierlich wahrgenommen, wobei nicht selten Kälte- und Wärmeempfindungen sich ablösen, so daß sie sich gegenseitig zu verdrängen scheinen. Aber auch gleichzeitig kann Kälte und Wärme ins Bewußtsein treten. Die Schnelligkeit des Auftretens der Temperaturempfindungen, ihr zeitlicher Verlauf, ihre Intensität hängt außer von der gewählten Körperstelle von der betreffenden Substanz ab und zeigt für dieselbe eine gewisse Konstanz.

Für die Chlorderivate des Methans, Äthans und Äthylens (s. oben) konnten Goldscheider und Joachimoglu[11]) zeigen, daß Beziehungen zwischen der In-

[1]) Goldscheider, A.: Ges. Abh. Bd. 1, S. 250.
[2]) Schwenkenbecher: Münch. med. Wochenschr. 1908, S. 1495.
[3]) Rollett: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 74. 1899.
[4]) Alrutz: Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 21. 1909.
[5]) Alrutz: Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 7. 1897.
[6]) Grützner: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 58. 1894.
[7]) Goldscheider u. Hahn: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 206. 1924.
[8]) Rollett: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 74. 1899.
[9]) Alrutz: Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 21. 1909.
[10]) Ebbecke: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 169. 1917.
[11]) Goldscheider, Joachimoglu u. Hahn: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 206. 1924.

tensität ihrer Wirkung auf die temperatur- und schmerzleitenden Nerven und ihrer Flüchtigkeit, bestimmt durch ihre Siedepunkte, bestehen. Außerdem fand sich, daß die ungesättigten Äthylenderivate wirksamer sind als die Methan- und Äthanderivate.

3. Paradoxe Kälteempfindung.

Die Auslösung von Kälteempfindungen durch Wärmereize an den Kältepunkten wurde von Lehmann[1]) und v. Frey[2]) beschrieben, welcher letztere die Erscheinung als „paradoxe" Kälteempfindung bezeichnete. Er fand sie besonders ausgesprochen am Rande der Cornea, der Mammilla, der Corona glandis[3]).

Nach Alrutz genügen schwache Wärmereize zur Auslösung der paradoxen Kälteempfindung (35,8° an der Dorsalfläche der Hand, 36,5° an der Volarfläche des Unterarmes). Head gibt als untere Grenze 44° an, v. Frey 45°, ausnahmsweise 40°. *Ich* fand an der Volarfläche des Unterarmes vereinzelt mit 38°, optimal mit 41—45° Kälteempfindungen. Nach Thunberg genügt an abgekühlter Haut schon ein viel geringerer Wärmereiz, z. B. 35°, nach längerer Berührung mit einem Objekt von 10° konstanter Oberflächentemperatur. Die für die adäquate Reizung empfindlichsten Punkte bieten auch für die mechanische und Wärmereizung die günstigsten Bedingungen dar. Nach Alrutz, Kiesow, Thunberg u. a. kommt die Fähigkeit, durch Wärmereize erregt zu werden, allen Kältepunkten zu. Auch bei flächenhafter Wärmereizung kann man die Kälteempfindung isoliert von der Wärmeempfindung hervorrufen, wie Thunberg mittels dünner erhitzter Silberlamellen zeigte; er ermittelte als bestes Verfahren folgendes: Erwärmung der Haut durch einen „Temperator" von 45° während 2 Minuten, sodann Wärmereizung mittels Lamellen von 65°.

Dasselbe erzielte Alrutz durch Reizung von ganz oder nahezu wärmepunktfreien Gebieten. Wie Thunberg bemerkt, dürfte die von Nagel[4]) gefundene Kälteempfindung, welche von der Cornea und Conjunctiva ausgelöst wird, wenn ein Strom heißer Luft dagegen geleitet wird, gleichfalls in diesem Sinne zu erklären sein.

Die Frage, ob die paradoxe Kälteempfindung auf dem Wege der Reizung der Endorgane oder der Nervenfasern selbst zustande kommt, wird von Thunberg[5]) in ersterem Sinne beantwortet, indem er geltend macht, daß die Wärme, wenn sie als allgemeiner Reiz wirkte, zugleich die sehr oberflächlich gelegenen Schmerznervenendigungen treffen müßte, was aber nicht der Fall ist, und daß der Wärmereiz schon bei einer Intensität wirksam werden könne, welcher nicht die Eigenschaft eines allgemeinen Nervenreizes zugesprochen werden könne. Alrutz und Holm haben die Möglichkeit angedeutet, daß die kalte Nachempfindung nach Absetzen eines Kältereizes als paradoxe Empfindung, bedingt durch die Blutzirkulation, anzusprechen sei. Über die Bedeutung der paradoxen Kälteempfindung für die Hitzeempfindung s. dort.

4. Paradoxe Wärmeempfindung.

Sie wurde von Ponzo[6]), Goldscheider[7]) und Rubin[8]) unabhängig voneinander und unter Anwendung verschiedenartiger Untersuchungsmethoden beobachtet. Goldscheider gelang die Auslösung der Wärmeempfindung durch Kältereize an sehr empfindlichen Wärmepunkten; als optimal erwiesen sich an der Vorderseite des Unterarmes Reiztemperaturen von 22—26° (bei einer Zimmertemperatur von 16—19°). Rubin[8]) setzte einen mit warmem Wasser gefüllten konischen Metallbehälter auf eine Hautstelle, auf welcher nur einige gut ansprechende Wärmepunkte ohne Kältepunkte vorhanden waren, und ließ

[1]) Lehmann: Die Hauptgesetze des menschlichen Gefühlslebens. 1892.
[2]) v. Frey: Leipziger Sitzungsber. 1895.
[3]) Daß man die Kältepunkte mittels einer angewärmten Nadel und Wärmepunkte mittels einer abgekühlten mechanisch erregen könne, habe *ich* bereits 1884 mitgeteilt. Wahrscheinlich sind unter diesen von mir auf die mechanische Reizung bezogenen auch paradoxe Temperaturempfindungen gewesen.
[4]) Nagel: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 59. 1895.
[5]) Thunberg: Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 11, S. 382. 1901.
[6]) Ponzo: Arch. f. d. ges. Psychol. Bd. 14, S. 385. 1909.
[7]) Goldscheider: Zeitschr. f. klin. Med. Bd. 75, S. 1. 1912.
[8]) Rubin: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 46. 1912.

das Wasser allmählich abkühlen: nachdem die Wärmeempfindung verschwunden war, trat sie bei weiterer Abkühlung von neuem auf, um bei stärkerer Kältereizung wieder abzunehmen.

Baglioni und Pilotti[1]) haben beobachtet, daß bei Lumbalanästhesie während des kurzen Stadiums, in welchem Kälteanästhesie bei noch vorhandener, wenn auch herabgesetzter Wärmeempfindlichkeit besteht, Eis als warm wahrgenommen wird, daß diese Erscheinung aber aufhört, sobald die Wärmeempfindlichkeit erlischt.

Neuerdings ist die paradoxe Wärmeempfindung von Ebbecke[2]) bei örtlicher Abkühlung, welche die Kälteempfindung früher zum Verschwinden bringt als die Wärmeempfindung, sowie beim Chloroformversuch bestätigt worden.

Goldscheider und Hahn[3]) fanden sie in sehr ausgeprägter Weise bei percutaner Anwendung des Chloroforms und Eisessigs, bei intracutaner Injektion von Aqua destill., Leitungswasser, NaCl-Lösungen, Stovain. Ist die Kälteempfindlichkeit aufgehoben, die Wärmeempfindung aber noch vorhanden, so löst der Kältereiz häufig eine Wärmeempfindung aus. Goldscheider hat bereits 1912 ausgesprochen, daß die physiologische paradoxe Wärmeempfindung durch die gleichzeitige Kälteempfindung verdeckt wird und zum Vorschein kommt, wenn letztere aufgehoben ist. Ebbecke kommt zu der gleichen Auffassung. Die Auslösbarkeit von Wärmeempfindungen durch Kältereize ist von Alrutz und Hacker und neuerdings von Rein[4]) bezweifelt worden. In einer noch nicht veröffentlichten Untersuchung wird jedoch seitens Hahn und Boshamer die Existenz der paradoxen Wärmeempfindung bestätigt; die genannten Autoren konnten u. a. durch Chloroform hyperästhetisch gemachte Wärmenerven mittels strahlender Kälte erregen.

Freilich kommt die paradoxe Wärmeempfindung am intensivsten zur Beobachtung, wenn sich die Kältelähmung mit einer *Hyperästhesie* der Wärmenerven verbindet, wie eine solche nach Stovaininjektion, Chloroform- und Eisessigapplikation eintritt. Sie prägt sich in der lange anhaltenden, durch die chemische Reizung bedingten Wärmeempfindung, sowie darin aus, daß Wärmereize eine sehr gesteigerte Wärme- bzw. Hitzeempfindung auslösen. Wo dies der Fall ist, erfolgt auch auf Kältereize oft eine ungewöhnlich starke Wärme- bzw. eine echte Hitzeempfindung, welche man konsequenterweise als „paradoxe Hitzeempfindung" bezeichnen muß.

Wir haben in dieser Beobachtung die physiologische Grundlage der zuerst von Strümpell bei Tabes und Syringomyelie beschriebenen „perversen Wärmeempfindung" zu erblicken, welche sich darin kundgibt, daß Kältereize als warm empfunden werden. Bei diesen Fällen bestand gleichfalls, wie aus der Beschreibung hervorgeht, zum Teil eine Wärmehyperästhesie.

g) Einwirkung von Temperaturreizen auf die mechanosensiblen Nerven.

E. H. Weber[5]) beobachtete, daß kalte auf der Haut aufruhende Gegenstände schwerer erscheinen als gleich schwere von warmer Temperatur und meinte, daß die Kälte Gewichte als schwerer, Wärme sie als leichter erscheinen lasse, als ihrem wirklichen Gewicht bei thermischer Indifferenz entspricht. Szabadföldi[6]) fand dagegen, daß Holzscheiben von 50 und mehr Grad ebenfalls im

[1]) Baglioni u. Pilotti: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 23, S. 869. 1909.
[2]) Ebbecke: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 169. 1917.
[3]) Goldscheider u. Hahn: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 206, S. 308. 1924.
[4]) Rein: Zeitschr. f. Biol. Bd. 81, 189. 1924.
[5]) Weber, E. H.: Tastsinn und Gemeingefühl. Braunschweig 1851.
[6]) Szabadföldi: Moleschotts Untersuchungen usw. Bd. 9, S. 624. 1865.

Gewicht überschätzt werden. Kiesow[1]) bestätigte die Webersche Beobachtung und fand, daß auch fallende Äther- oder Chloroformtropfen unabhängig vom mechanischen Anprall Druckempfindungen erzeugten. V. Frey[2]) kam auf Grund seiner Versuche zu dem Ergebnis, daß die „Webersche Täuschung", wie er die Erscheinung nennt, auf dem Auftreten eines dumpfen Kälteschmerzes beruhe. Goldscheider und Hahn[3]) stellten in neueren Versuchen fest, daß die Erscheinung auf Kälteschmerz nicht zurückgeführt werden könne; vielmehr beruht sie darauf, daß die Abkühlung auf die mechano-sensiblen Nerven erregend wirkt. Auch Erwärmung übt eine wenn auch viel geringere Wirkung aus. Bei Erhitzung kommt es zu einer stärkeren Reizwirkung auf die mechano-sensiblen Nerven, die weiterhin in Schmerz übergeht.

h) Reizbedingungen.

Die Stärke des Temperaturreizes ist von folgenden Dingen abhängig:

1. Von der Differenz der Temperaturen des Reizobjekts und der gereizten Haut.

2. Von dem Wärmeleitungsvermögen des Reizobjekts; mit der Größe desselben wächst der Reiz.

3. Von der Wärmekapazität des Reizobjektes.

4. Von der Dauer der Reizung. Der Kontakt des Reizobjekts mit der Haut darf nicht von zu kurzer Dauer sein. Andererseits erleidet die Temperaturempfindung Veränderungen im Sinne der Abschwächung oder sogar Umkehrung, wenn der Kontakt über eine gewisse Zeit hinaus dauert. Es besteht ein Unterschied zwischen den sehr empfindlichen und den weniger empfindlichen Punkten in dem Sinne, daß es bei den ersteren einer kürzeren, bei den letzteren einer längeren Reizdauer bedarf, um die volle, d. h. optimale Empfindungsintensität auszulösen. Bei den schwachempfindlichen Wärmepunkten bestimmte ich die notwendige Dauer des Kontaktes auf 2—3 Sekunden. Bei Flächenreizen fand ich für Kälte bei $^1/_2$ Sekunde, für Wärme bei $1^1/_4$—$1^1/_2$ Sekunde das Optimum der Berührungsdauer.

A. Pütter hat bezüglich der Unterschiedsempfindlichkeit sehr genaue Angaben über die optimale Darbietungszeit gemacht (s. dort).

5. Von der Innigkeit und Vollkommenheit des Kontaktes. Unebene Berührungsflächen oder zu leichte Berührung lassen Luftschichten zwischen Haut und Reizkörper. Daher wächst unter sonst gleichen Umständen mit der Druckstärke die Intensität der Empfindung. Ob dabei auch die Kompression der Haut eine mitbedingende Rolle spielt, ist fraglich.

i) Anatomisches Substrat.

Über das anatomische Substrat der Temperatursinnespunkte ist nichts Sicheres bekannt.

Ich fand in Hautstückchen, welche ich mir so exstirpierte, daß sie Temperaturpunkten entsprachen, an der Stelle des Punktes Nervenbündelchen, welche in auffallender Weise von Gefäßen begleitet waren, der Epidermis zustreben. v. Frey ist geneigt, für die Kältenervenendigungen die Ruffinischen Nervenknäuel und -büschel in Anspruch zu nehmen.

Wegen der Verschiedenheit der Reaktionszeiten hat schon Tanzi die Möglichkeit ausgesprochen, daß die Wärmenervenendigungen einer tieferen Hautschicht angehören als die der Kältenerven. Ebenso v. Frey und Alrutz, der darauf hinwies, daß auch bei chemischer

[1]) Kiesow: Arch. f. d. ges. Psychol. Bd. 22, S. 50. 1911.

[2]) v. Frey: Würzburger Sitzungsber. Bd. 18/5. 1916; Zeitschr. f. Biol. Bd. 66, S. 411. 1916.

[3]) Goldscheider u. Hahn: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 208, S. 544. 1925.

Reizung die Kälteempfindung früher eintrete als die Wärmeempfindung. THUNBERG[1]) beobachtete, daß, wenn er auf eine durch seinen Temperator vorgewärmte Hautstelle eine seiner dünnen Silberlamellen (4 qcm Fläche) von der Temperatur 65° brachte, eine sofortige (paradoxe) Kälteempfindung auftrat, welcher keine oder eine nur unbedeutende Wärmeempfindung beigemischt war. Wurde dagegen ein Wärmereiz angewendet, der nur wenig oberhalb der Temperatur des Temperators lag, und dauernd in Kontakt erhalten, so entstand nur Wärme- oder Hitzeempfindung. Da die starke vorübergehende Erwärmung mehr auf die oberflächliche, die geringere und länger dauernde mehr auf die tiefere Schicht der Haut wirken wird, so schließt THUNBERG auf eine oberflächlichere Lage der Kältenervenenden. Zwingend ist dieser Schluß sicherlich nicht. THUNBERG gibt selbst zu, daß eine gewisse Herabsetzung der Wärmeempfindlichkeit durch die vorangegangene Erwärmung eingetreten sein muß, und da die Reaktionszeit für Kälteempfindungen kürzer ist als für Wärmeempfindungen — hier ganz gleichgültig, worauf dies beruht —, so könnte schon hierdurch das Überwiegen der paradoxen Kälteempfindung über die Wärmeempfindung erklärt werden. Auf Grund von Versuchen ähnlicher Art schließt THUNBERG, daß die „Schmerznerven" noch oberflächlicher liegen als die Kältenervenenden. Übrigens schließt THUNBERG die Möglichkeit nicht aus, daß einzelne Wärmenervenenden oberflächlicher, einzelne Kältenervenenden tiefer liegen. Die oberflächliche Lage der Kältenervenenden behauptet auch HACKER[2]) auf Grund von Versuchen, bei denen er anästhesierende Stoffe auf die Haut einwirken ließ. v. FREY[3]) schließt sich dieser Ansicht an und präzisiert sie dahin, daß die Organe für die Kälteempfindung unmittelbar unter der Epidermis zu suchen seien, die Organe für die Wärmeempfindung in gleicher Höhe oder noch etwas tiefer als die Organe des Drucksinnes, als welche er die Nervengeflechte ansieht, die die Wurzelscheide der Haare dicht unter der Mündung der Talgdrüsen umspinnen. PÜTTER[4]) berechnet die Lage der Temperaturnervenenden als der inneren Grenze der Epidermis entsprechend.

Die bisherigen Beweise für die tiefere Lage der Wärmenervenenden sind nicht zwingend, da die Erscheinungen sich auch durch verschiedene Erregbarkeit erklären lassen. Ich habe die Frage der tieferen Lage dieser Organe bereits 1886 aufgeworfen[5]). Daß die Endorgane beider Arten von Temperaturnerven der Oberfläche der Haut näher liegen müssen als dem subcutanen Gewebe, geht aus folgendem Versuch hervor[6]): Injiziert man an einer gut temperaturempfindlichen Stelle subcutan kaltes oder warmes Wasser in geringer Menge, so entsteht keine oder nur eine sehr undeutliche Temperaturempfindung, während die gleiche Flüssigkeit auf dieselbe Stelle äußerlich gebracht eine sehr deutliche Empfindung erzeugt. IMAMURA[7]) hat den Versuch mit demselben Erfolg wiederholt.

HÄGGQUIST[8]) hat Hautstückchen mit Kältepunkten herausgeschnitten; er fand keine Endorgane, dagegen einen Hautmuskel. In weiteren Untersuchungen[9]) teilt derselbe Autor mit, daß er an den Kältepunkten in der Epidermis und an der Epidermis-Cutis-Grenze Sinneszellen gefunden habe, welche mit den LANGERHANSschen Zellen identisch zu sein schienen; freilich fand er dieselben auch außerhalb der Kältepunkte.

Der Umstand, daß bei chemischer Reizung mit Eisessig, Chloroform usw. die Kälteempfindung meist vor der Wärmeempfindung auftritt, beweist nichts für die tiefere Lage des der letzteren dienenden receptorischen Apparates, da bei zweckmäßiger Anstellung des Versuches auch ein zeitliches Vorangehen der Wärmeempfindung erzielt werden kann (s. oben). Die Schmerzempfindung tritt fast stets nach den Temperaturempfindungen auf, obwohl die in Betracht kommenden Nervenendigungen am oberflächlichsten liegen, woraus zu entnehmen ist, daß neben der anatomischen Lagerung die Schwellenverhältnisse bestimmend sind. An sehr wärmeempfindlichen Stellen tritt zudem die chemisch ausgelöste Wärmeempfindung so schnell ein, daß eine sehr oberflächliche Lagerung wahrscheinlich ist. In demselben Sinne sprechen Untersuchungen von JOACHIMOGLU[10]), aus welchen hervorgeht, daß in den in Betracht kommenden Zeiten das Chloroform noch gar nicht in die Cutis eingedrungen sein kann.

Ferner bedingen nicht nur subcutane, sondern auch intracutane Injektionen von kaltem bzw. warmem Wasser schwächere Temperaturempfindungen als von der Oberfläche der Epidermis aus, und bei intracutaner Einführung ist eine Bevorzugung der Wärmeemp-

---

[1]) THUNBERG: Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 11. 1901.
[2]) HACKER: Zeitschr. f. Biol. Bd. 64. S. 189. 224. 1914.
[3]) v. FREY: Würzburger Sitzungsber. 17. XII. 1914.
[4]) PÜTTER: Zeitschr. f. Biol. Bd. 71. 1922.
[5]) GOLDSCHEIDER: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 39. 1886; Ges. Abh. Bd. 1, S. 293.
[6]) GOLDSCHEIDER: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1885, S. 32; Ges. Abh. Bd. 1, S. 139.
[7]) IMAMURA: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 17. 1903.
[8]) HÄGGQUIST: Anat. Anz. 1913.
[9]) HÄGGQUIST: Svenska vetenskaps akademiens handlinger Bd. 53, Nr. 2. 1915.
[10]) JOACHIMOGLU: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 206, S. 233. 1924.

findung vor der Kälteempfindung nicht zu bemerken, obwohl das Wärmeleitungsvermögen der Cutis besser ist als das der Epidermis. Bringt man an der Haut Schnittwunden von verschiedener Tiefe an und läßt auf dieselben chemisch reizende Stoffe einwirken, so ist an den tieferen eine Bevorzugung oder ein schnelleres Auftreten der Wärmeempfindung gegenüber der Kälteempfindung keineswegs zu erkennen, vielmehr hängt das Ergebnis von der örtlichen Wärme- oder Kälteempfindlichkeit ab [Goldscheider und Hahn[1])]. Die Wirkung der Oberflächenanästhesierung im Sinne von Hacker (s. oben) konnten wir nicht bestätigen.

Die *Bahnen* der Temperaturempfindung verlaufen im Rückenmark getrennt von den die Druck- und Schmerzempfindung leitenden; sie passieren die graue Substanz und finden sich in den Seitensträngen, nach Spiller[2]) im Tractus spino-thalamicus und spino-tectalis (nach innen vom Gowersschen Bündel). Auch im Pons und Pedunculus cerebri zeigen die Bahnen einen isolierten Verlauf; desgleichen in der spinalen Trigeminuswurzel, in welcher Spiller einen getrennten Verlauf der Kälte- und Wärmebahnen kasuistisch belegt. Die Rindenlokalisation des Temperatursinnes ist noch nicht sicher bekannt, gehört aber wahrscheinlich wie der Drucksinn der hinteren Zentralwindung und dem Scheitellappen an. Durch elektrische Reizung der Rinde der hinteren Zentralwindung konnte Cushing[3]) Wärmeempfindung auslösen.

II. Temperaturempfindung.

a) Zeitlicher Verlauf der Temperaturempfindung.

Die durch einen Temperaturreiz ausgelöste Empfindung verläuft rhythmisch[4]). Deutlich sind zwei Phasen, nicht selten auch eine dritte zu unterscheiden, an die sich dann eine langsam abklingende Nachempfindung anschließt. Die Erscheinung ist am deutlichsten bei Flächenreizen, aber auch an einzelnen Temperaturpunkten nachweisbar. Die zweite Phase ist von der ersten nicht durch ein empfindungsloses Intervall getrennt, sondern stellt sich als Anschwellung der nach der ersten Erhebung leicht abgeklungenen Empfindung dar. Bei der Wärmeempfindung erscheint die zweite Phase intensiver als die erste; wahrscheinlich bilden wir unser Urteil hauptsächlich nach dem Sinneseindruck der zweiten Phase.

Die zweite Phase der Temperaturempfindung hat zugleich die Eigenschaft — ähnlich wie die der taktilen Empfindung —, sich zu verbreiten, vorzugsweise proximalwärts. Hierdurch wird eine Erscheinung erzeugt, welche ich als „Anklingen" beschrieben und bezeichnet habe. Wenn man eine Hautstelle, etwa des Vorderarmes, mit nur wenig gekühltem Wasser befeuchtet, das Verschwinden der hierbei entstehenden Kälteempfindung abwartet und nunmehr distalwärts einen Kältereiz einwirken läßt, so nimmt man an der angefeuchteten Stelle eine aufblitzende Kälteempfindung wahr. Um die anklingende Wärmeempfindung zu beobachten, bringt man am besten einen leichten Wärmereiz an (Auflegen einer leicht angewärmten Münze); bei der Applikation eines distalen Wärmereizes nimmt man zweitphasisch ein Aufflackern der bereits erloschenen Wärmeempfindung wahr.

Die zeitlichen Intervalle zwischen der 1. und 2. Phase scheinen bei Kälte- und Wärmeempfindung gleich zu sein. Die Kältenachempfindung kann systolische Erhebungen erkennen lassen, besonders bei Fingerstreckung und Erhebung der Hand, falls der Kältereiz an der Hohlhand appliziert worden war (analog der taktilen Nachempfindung). An der Wärmenachempfindung ist diese Erscheinung weniger deutlich zu erkennen. Die Dauer der Nachempfindung ist sehr erheblich (vgl. Adaptation).

b) Irradiation.

Wie die Schmerzempfindung zeigen auch die Temperaturempfindungen eine ausgesprochene Irradiation, welche sich sowohl unmittelbar in der subjektiven

[1]) Goldscheider u. Hahn: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 206, S. 308. 1924.
[2]) Spiller: Journ. of nerv. a. ment. dis. Bd. 42, S. 399. 1915.
[3]) Cushing: Brain Bd. 32, S. 44. 1909.
[4]) Goldscheider: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 165. 1916; Bd. 168. 1917.

Empfindung wie darin kundgibt, daß indifferente mechanische Reize in einer gewissen Entfernung vom Orte des Temperaturreizes eine thermische Mitempfindung auslösen.

Bringt man einen *Kältereiz* von einiger Dauer an einer gut kälteempfindlichen Stelle der Haut an, so nimmt man nicht selten eine Ausbreitung der Kälteempfindung besonders in proximaler Richtung wahr. Berührungen mit Gegenständen von indifferenter Temperatur rufen, in der Umgebung des noch fortwirkenden Kältereizes angebracht, eine örtliche kalte Mitempfindung hervor, auch an kälteunempfindlichen Stellen. Das Gebiet, innerhalb dessen diese Erscheinung zu erzielen ist, ist von verschiedener Ausdehnung und hat an den Extremitäten eine längliche, proximal mehr als distal ausgedehnte Verbreitung, entsprechend den hyperalgetischen, bei Schmerzreizen auftretenden spinal-segmentalen Feldern. Leichte Kältereize werden in dem betreffenden Irradiationsgebiet verstärkt empfunden, so ein mit Watte umhülltes Holzstäbchen von Lufttemperatur oder ein Metallobjekt von 32—31°. Schwellenveränderung beobachtete ich nicht, sondern nur, daß die Kälteempfindungsintensität bei gleichem Reiz gegen die Norm gesteigert ist.

Diese Hyperästhesie und Irradiation der Kälteempfindung tritt nicht sofort mit der Applikation des Kältereizes auf, sondern bedarf einer kurzen Zeit der Entwicklung, während deren ihr eine vorübergehende Herabsetzung der Kälte- und Wärmeempfindlichkeit vorangeht.

Ähnlich, aber noch stärker ausgesprochen, verläuft die Erscheinung bei Anbringung eines dauernden *Wärmereizes*. Das mit Watte umwickelte Hölzchen von Lufttemperatur erzeugt eine von Wärmeempfindung begleitete oder gefolgte Berührungsempfindung, auch an wärmeunempfindlichen Stellen. Leichte Kältereize bringen eine von Wärme gefolgte Kälteempfindung hervor. Am auffälligsten ist die Mitempfindung bei Anwendung indifferenter oder leicht über die Indifferenztemperatur erhöhter Reize.

Die beschriebene Erscheinung hat weder mit einer Fortleitung der Temperaturveränderung in der Haut, die nur in geringem Ausmaß eintritt, noch mit vasomotorischen Vorgängen etwas zu tun.

Auf der Irradiation des Temperaturreizes beruht auch eine von mir als „Fernwirkung" beschriebene Erscheinung[1]). Wenn man an der Haut einen dauernden Druckreiz anbringt, z. B. eine Hautklemme, deren abkühlende Wirkung durch ein die Stelle bedeckendes Heftpflaster ausgeschaltet ist, und nun in einiger Entfernung distalwärts einen dauernden Kältereiz (luftkaltes Metall) einwirken läßt, so empfindet man den Druck zugleich als kalt. Die gleiche Fernwirkung besteht bei Wärmereizen noch ausgesprochener.

c) Hitzeempfindung.

Alrutz[2]) hat (nachdem zuerst Thunberg diese Möglichkeit ausgesprochen hatte) aufgestellt, daß die Hitzeempfindung auf einer gleichzeitigen Reizung der Wärme- und Kältesinnesorgane beruhe und daß sie, was wesentlich ist, eine einfache, durch introspektative Beobachtung nicht weiter zerlegbare Empfindung sei, qualitativ von der Kälte- und Wärmeempfindung verschieden.

Die von ihm vorgebrachten Beweise sind m. E. nicht entscheidend. Die bei intensiver Wärmereizung gleichzeitig entstehende paradoxe Kälteempfindung kann man bei hinreichender Übung als solche herauserkennen. Sie kann auch den Gesamteindruck der Temperaturempfindung verstärken und ihm eine eigene Färbung geben. Die vulgäre Hitzeempfindung dürfte nur eine höhere Stufe von Wärmeempfindung mit beigemischten schwachen Erregungen sensibler Hautnerven sein. Davon zu unterscheiden ist die Empfindung des Brennens, bei welcher die an das Schmerzhafte grenzende Erregung der sensiblen Hautnerven sich mit der Wärmeempfindung mischt, die an sich nicht intensiv zu sein braucht. Thunberg[3]) kritisiert die Theorie von Alrutz und meint, daß die beiderseitigen Temperaturempfindungen herauserkannt werden können. Auch Kiesow wie Trotter und Davies lehnen die Theorie ab.

---

[1]) Goldscheider: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 168, S. 36. 1917.

[2]) Alrutz: Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 10, S. 340. 1900; Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 42, S. 161. 1908.

[3]) Thunberg: Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 11, S. 382. 1901.

Dagegen hat Hacker[1]) bei sich selbst an einer Hautstelle mit traumatisch gestörter Sensibilität, welche wohl Wärmepunkte, aber keine Kältepunkte enthielt, beobachtet, daß Reiztemperaturen von 45° und darüber keine Hitzeempfindung erzeugten. Er schließt sich daher der Ansicht von Alrutz insofern an, als er für die Hitzeempfindung ein Miterregtwerden der Kältenerven für notwendig annimmt; dagegen sieht er sie nicht als eine einfache und unanalysierbare Empfindung an, da man in ihr den Kälteanteil herauserkennen könne. v. Frey[2]) findet an seiner Hautstelle mit geschädigter Innervation, daß mit einem großflächigen Temperator von 32° sowohl Kälte- wie Wärmeempfindung und an manchen Stellen durch gleichzeitiges Anklingen beider eine richtige Hitzeempfindung ausgelöst werden könne. Er schließt sich daher ganz Alrutz an.

Gegen die Beobachtung von Hacker ist einzuwenden, daß die geschädigte Stelle überhaupt nur 8 Wärmepunkte aufwies, über deren Intensität noch dazu keine näheren Angaben gemacht werden. Es ist daher sehr wohl möglich, daß die Wärmeempfindung nicht die für die Hitzeempfindung notwendige Höhe erreichte. Die Beobachtung v. Freys, daß man mittels 32° eine Hitzeempfindung erzeugen könne, steht vereinzelt da und entspricht nicht der Beschreibung von Alrutz, welcher ausdrücklich hervorhebt, daß eine solche erst bei größerem Abstand der Reiztemperatur von der Hauttemperatur entstehe.

Daß Wärmereize von einer gewissen Höhe die sensiblen Nerven miterregen, kann nicht bezweifelt werden. Nach einer Hitzeempfindung bleibt eine langsam abklingende schwache Nachempfindung zurück, welche nach ihrer Qualität nur den mechanosensiblen Nerven der Haut angehören kann. Bei Rückenmarksanästhesierung wird zu einer Zeit, wo die Kälteempfindlichkeit bereits verschwunden ist, „heiß" noch empfunden [Thöle[3])].

Ich habe gegen die Alrutzsche Theorie noch folgendes angeführt[4]): Die Hitzeempfindung ist am stärksten an solchen Stellen, welche durch eine besondere Entwicklung der Wärmeempfindlichkeit ausgezeichnet sind, nicht an solchen mit starker Kälte- und geringer Wärmeempfindlichkeit. Wird die Stirn mit Menthol bestrichen, welches die Kältenerven stark erregt, so erzeugt ein Wärmereiz keine eigentliche Hitzeempfindung, sondern Kälteempfindung mit Brennen oder Kälte- und Wärmeempfindung zu gleicher Zeit bzw. im Wettstreit. Wenn durch einen Kältereiz von hinreichender Dauer ein kältehyperästhetisches Feld erzeugt ist, so löst ein Wärmereiz innerhalb desselben nicht Hitzeempfindung, sondern Wärme- bei gleichzeitiger Kälteempfindung aus. Wärmereize von hinreichender Intensität lösen auch an kälteunempfindlichen Stellen Hitzeempfindung aus.

Bei chemischer Reizung der Temperaturnerven durch Chloroform usw. treten Kälte- und Wärmeempfindungen gemischt und im Wettstreit auf, ohne daß deshalb eine Hitzeempfindung entsteht, welche vielmehr erst dann auftritt, wenn die Reizung bis nahezu zur brennenden Empfindung vorgeschritten ist. Auch sind beim Vorhandensein der Hitzeempfindung gleichzeitig Kälteempfindungen wahrzunehmen (Goldscheider, Joachimoglu, Hahn).

Ist es zur Kälteanästhesie bei noch vorhandener Wärmempfindlichkeit gekommen, so können Wärme- und Kältereize trotzdem Hitzeempfindung auslösen.

Schilder[5]) fand, daß bei pathologischer Kältehyperalgesie mit gleichzeitiger Anästhesie gegenüber Kältereizen letztere zuweilen als heiß angegeben werden. Derselbe Autor erzielte auch an einer durch Stovain kälteunempfindlichen Stelle Hitzeempfindung.

Eine weitere Schwierigkeit besteht in folgendem: Da bei gleichzeitiger Kälte- und Wärmereizung die Kälteempfindung stets früher auftritt als die Wärmeempfindung, so müßte der Hitzeempfindung eine reine Kälteempfindung vorangehen, wenn man nicht die weitere Annahme machen will, daß die paradoxe Reizung der Kältenerven mehr Zeit beansprucht als die adäquate. Freilich haben Alrutz und Thunberg eine solche primäre Kälteempfindung bemerkt, aber nur unter besonderen Umständen, nämlich bei vorheriger Erwärmung der Haut, durch welche die Wärmeempfindlichkeit relativ bzw. absolut herabgesetzt war; es folgte auch nicht eine Hitze-, sondern eine Wärme- bzw. Schmerzempfindung.

Abwegig ist die Behauptung von Alrutz, daß das Anschwellen der Wärmeempfindung eine charakteristische Eigenschaft der Hitzeempfindung sei; vielmehr ist dieser zeitliche Verlauf jeder Wärmeempfindung eigen.

[1]) Hacker: Zeitschr. f. Biol. Bd. 61. 1913.
[2]) v. Frey: Zeitschr. f. Biol. Bd. 63, S. 335. 1914.
[3]) Thöle: Neurol. Zentralbl. 1912, S. 611.
[4]) Goldscheider: Zeitschr. f. klin. Med. Bd. 74, H. 3 u. 4. 1911; Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 165. 1916.
[5]) Schilder: Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie Bd. 14, H. 4/5. 1913.

Eine der Hitzeempfindung ähnliche Erscheinung im Gebiete der Kälteempfindlichkeit stellt die unangenehm schneidende, eisige Kälteempfindung dar, wie sie an sehr kälteempfindlichen Stellen durch starke Kältereize erzeugt wird. Sie ist nicht mit dem Kälteschmerz identisch, der auch an schwach kälteempfindlichen Stellen zustande kommt.

d) Temperaturschmerz.

Die Temperaturpunkte sind, wie ich nachgewiesen habe, *analgetisch*, sowohl für mechanische wie für thermische Reize. Auch fehlt ihnen die Fähigkeit, Berührungen zu empfinden.

Die durch Steigerung der Abkühlung oder Erwärmung auszulösenden Schmerzen werden nicht durch die Temperatursinnnerven, sondern durch die die Schmerzempfindung leitenden Nerven (s. Kapitel Schmerz) vermittelt, auf welche die Temperaturreize bei einer gewissen Höhe als allgemeine Reize wirken.

Wärmeschmerz wird an den meisten Hautstellen durch einen Reiz von 50—52° nach kurzer Kontaktdauer erzeugt. Nach den Messungen von Veress[1]) schwanken die wärmeschmerzauslösenden Temperaturen an den verschiedenen Körpergegenden zwischen 44 und 52°. An Brustwarze und Augenlid konnte *ich* schon mit 42,5° Schmerz hervorrufen. Nach *meinen*[2]) Untersuchungen scheint Wärmeschmerz zu entstehen, wenn die schmerzempfindliche subepidermale Schicht auf 40—41° erwärmt wird. Es fand sich außerdem, daß es nicht allein auf die absolute Temperatursteigerung, sondern auch auf die Geschwindigkeit derselben in der empfindlichen Schicht ankommt. Messungen über die schmerzauslösenden Kälte- und Wärmereize rühren von Donath[3]) her, die aber nicht ganz einwandfrei zu sein scheinen. Er gibt für Kälteschmerz an: 11,4 bis 2,8°, für Wärmeschmerz 36,3 bis 52,6°.

Thunberg[4]) hat mittels seiner Silberlamellenmethode die Wärmemengen bestimmt, welche zur Hervorrufung einer minimalen Schmerzempfindung auf 1 qcm Hautoberfläche appliziert werden müssen. Die Lamellen, die von verschiedenem, in Milligrammen ausgedrücktem Gewicht sind, bei einer Berührungsfläche von 1 qcm, geben je nach ihrem Gewicht verschiedene berechenbare Wärmemengen an die Haut ab. Die Werte liegen im allgemeinen zwischen 167,40—223,9 mg-Calorien, können aber am Fuß und an den Händen auf 372—3720 steigen, wobei die Dicke der Epidermis von großer Bedeutung ist.

Nach v. Udransky[5]) zeigt im Bereich der Mundhöhle der Wärmeschmerz auslösende Temperaturreiz sehr schwankende Werte. Er beträgt an der Zungenspitze im Mittel 47,79°, an der buccalen Fläche des Zahnfleisches am 2. Molarzahn 60,5°. Die Wärmeschmerzempfindlichkeit ist an der Zungenspitze am größten, geringer am Lippenrot, Umgebung der Mundöffnung, unteren Zungenfläche, am stumpfsten an der Wangenschleimhaut, am Zahnfleisch (buccale Fläche stumpfer als linguale). An den Zähnen beträgt das Minimum des Schwellenwertes des Wärmeschmerzes 49,7°.

Auf die Bedeutung der *Dauer* des Kontaktes wies schon E. H. Weber hin. Er fand die Zeitdauer bis zum auftretenden Schmerz am Finger beim Eintauchen in Wasser bei 70° R 1,5—2 Sekunden, bei 44° R 28 Sekunden. Wie andere Sinnesempfindungen können auch die Temperaturempfindungen mit positiven oder negativen Gefühlstönen verbunden sein. Dies hat mit dem Temperaturschmerz nichts zu tun.

Weiterhin haben F. Kauffmann und Steinhausen[6]) die Zeiten des Wärmereflexes an Hemiplegikern geprüft, bei welchen also infolge der funktionellen

[1]) Veress: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 89. 1902.
[2]) Goldscheider: Über die Reaktionszeiten usw. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1888; Ges. Abh. Bd. 1, S. 350.
[3]) Donath: Arch. f. d. Psychiatrie Bd. 15, S. 695. 1884.
[4]) Thunberg: Upsala läkareförenings förhandl. Bd. 30, S. 521. 1894/95.
[5]) v. Udransky: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 24, S. 798. 1910.
[6]) Kauffmann, F. u. Steinhausen: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 190, H. 1/3. 1921.

Trennung der gelähmten Extremität vom Großhirn dem Froschpräparat analoge Verhältnisse geschaffen waren. Diese Untersuchungen wie diejenigen über die Latenzzeiten der Schmerzempfindung bei thermischer Reizung und über die Reflexzeiten am Froschpräparat bei chemischer und thermischer Reizung führten zu dem Ergebnis, daß die Reflexzeit umgekehrt proportional der Differenz zwischen der Reizstärke und einer konstanten Größe ist, welch letztere dem theoretischen Schwellenwert der Reizstärke entspricht. Die langen Latenzzeiten bei schwachen Reizen lassen sich durch die Wärmeleitung bzw. Diffusion erklären, während im übrigen für die Abhängigkeit der Reflexzeit von der Reizstärke die Vorgänge im Zentralorgan in höherem Maße bedingend sind als die in der Peripherie.

Wie F. Kauffmann zeigte, ist in hyperalgetischen Zonen (Head) die Latenzzeit des Wärmeschmerzes verkürzt, die Schwelle erniedrigt[1]).

Rollett[2]) meint, daß die eigenartige Qualität des Temperaturschmerzes nicht auf einer Mischung von Temperaturempfindung und Schmerzempfindung beruhe, sondern daß es eine durch besondere Schmerznerven geleitete spezifische Kälteschmerz- und nicht mit ihr identische Wärmeschmerzempfindung gebe. Diese Aufstellung ist jedoch nicht hinreichend begründet und wenig wahrscheinlich.

e) Unterschiedsempfindlichkeit.

Die älteren Untersuchungen der Unterschiedsempfindlichkeit berücksichtigen naturgemäß nicht die Dualität des Temperatursinnes. E. H. Weber ließ auf die gleiche Hautstelle nacheinander zwei differente Temperaturreize einwirken, indem er den Finger oder die Hand nacheinander in zwei Gefäße mit verschieden temperiertem Wasser eintauchte, wobei die Differenz von $^1/_5$—$^1/_6$° R erkannt wurde. Fechner tauchte die Finger in Wasser, bis sie nach seiner Annahme die Temperatur desselben angenommen hatten, und dann wechselweise in ein anderes Gefäß mit Wasser, dessen Temperatur bis zur Entstehung einer merklichen Temperaturempfindung verändert wurde. Wie Thunberg richtig bemerkt, wird hierbei abwechselnd der eben merkliche Kältereiz bestimmt, also nicht das, was Fechner eigentlich wollte (Prüfung des Weberschen Gesetzes). Fechner fand zwischen 10 und 20° R eine erstaunliche Feinheit des Unterscheidungsvermögens (für $^1/_{20}$° R und weniger). Lindemann vermochte zwischen 26—39° C $^1/_{20}$° C noch zu unterscheiden. Nothnagel fand die optimale Unterschiedsempfindlichkeit bei 27° bis 33° C (Finger) und stellte vergleichende Untersuchungen an den verschiedenen Körpergegenden an (Sternum 0,6°, Epigastrium 0,5°, Rücken in der Mitte 1,2°, Hohlhand 0,5—0,4°, Handrücken 0,3°, Arm 0,2°, Unterschenkel 0,5—0,7°, Oberschenkel 0,5°, Wange 0,4—0,2°). Ferner liegen Untersuchungen von Alsberg, Kesseler und nach Entdeckung der Dualität von Eulenburg vor.

Die Unterschiedsempfindlichkeit hängt z. T. von der Körpergegend, z. T. von der Temperaturbreite, welcher die gewählten Reize angehören, ab. Sie ist optimal für die in der Nähe der Eigentemperatur gelegenen Reize (27—33°). Die von E. H. Weber, Fechner, Nothnagel, Lindemann, Eulenburg, Kesseler, Alsberg herrührenden Angaben werden neuerdings von A. Pütter[3]) kritisiert, welcher die Werte wesentlich größer fand. Nach Pütter werden an der Hohlhand (speziell am Daumenballen) geringere Unterschiede als 0,5—0,7° nicht erkannt; die kleinsten Werte finden sich bei 28°; bei höheren und tieferen Temperaturen wird die Unterscheidung unsicher. Wichtig ist die Darbietungs-

[1]) Kauffmann, F.: Münch. med. Wochenschr. 1922.
[2]) Rollett: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 74, S. 383. 1899.
[3]) Pütter: Zeitschr. f. Biol. Bd. 7. 1922.

zeit der Reize, deren optimaler Wert 0,8 - 1,3 Sekunden beträgt. Durch eine längere Darbietungszeit von 2—10 Sekunden werden die Ergebnisse nicht gebessert. Wird die Darbietungszeit unter 0,8—1,3 Sekunden gekürzt, so wachsen die eben erkennbaren Temperaturunterschiede rasch mit abnehmender Darbietungszeit. Aus den Angaben der früheren Untersucher geht hervor, daß die Unterschiedsempfindlichkeit nach der Peripherie hin, vom Rumpf zu den Fingerspitzen wächst, nach Nothnagel und Eulenburg z. B. an der Fingerbeere 3—5mal so fein ist als am Rücken, also nicht den topographischen Unterschieden der absoluten Stärke der Temperaturempfindung entspricht, auch an den bekleideten Teilen gröber ist als an den unbekleideten. Beides spricht für einen Einfluß der Übung.

Im übrigen findet Pütter, daß das Webersche Gesetz im Bereich des Temperatursinnes nicht gelte, daß vielmehr die Unterschiedsschwelle sich stetig nach einer Exponentialfunktion mit der Reizschwelle ändere.

Die Unterschiedsempfindlichkeit einzelner Kältepunkte gibt Siebrand[1]) folgendermaßen an: Die Versuchsperson S. unterschied 2,6—3°, Untersuchsperson W. dagegen vermochte noch 0,4° zu unterscheiden. Die angewandten Kältereize waren zwischen 19 und 24° gelegen. Wenn größere Reizflächen auf Hautstellen mit dichten Kältepunkten aufgesetzt wurden, betrug die Unterschiedsempfindlichkeit 0,3°.

Die Unterschiedsempfindlichkeit wird wie die absolute Empfindlichkeit beeinflußt durch die vorher stattgefundene Reizung sowie durch Abkühlung und Erwärmung [Abbott[2])]. Nach Alsberg[3]) soll Anämie verfeinernd, Hyperämie abstumpfend wirken. Schmotin[4]) fand beides ohne Einfluß, jedoch sollen die einzelnen Kältepunkte bei Anämie eine stärkere Empfindung ergeben (vgl. im übrigen Adaptation, Ebbecke). Fabritius und Bermann[5]) fanden nach länger dauernder Abschnürung des Fingers eine Verspätung der Temperaturempfindung und ein Unvermögen, zwei gleichzeitige Temperaturempfindungen räumlich zu unterscheiden; dagegen blieb die Unterschiedsempfindlichkeit für Wärmereize erhalten, während für die taktile Reizung Orts- und stereognostische Wahrnehmung stark beeinflußt waren.

f) Örtliches Unterscheidungsvermögen.

Das Vermögen, Wärmeempfindungen örtlich zu unterscheiden, wurde von Rauber[6]) als dem taktilen Ortssinn entsprechend gefunden; nur zuweilen waren die Wärmeortssinnkreise größer als die Tastkreise; Rauber benutzte strahlende Wärme. Ich[7]) fand den Ortssinn der Kälte- und Wärmepunkte, wobei allerdings taktile Empfindungen nicht auszuschließen waren, sehr verschieden; die optimalen Werte waren an bestimmte Punktpaare von besonders großer Empfindlichkeit gebunden. Der merkliche Abstand war an den Wärmepunkten größer als an den Kältepunkten. Das gegenseitige räumliche Verhältnis der doppelt empfundenen Temperaturpunkte wurde meist nicht wahrgenommen, der Abstand durchgehends zu weit geschätzt. Vgl. ferner Fabritius (s. oben). Es ist zu berücksichtigen, daß die Kälte- und Wärmereize, namentlich erstere, die mechanosensiblen Nerven miterregen.

g) Zeitliche Unterschiedsempfindlichkeit.

Basler[8]) stellte mittels seiner „thermischen Reizmühle" fest: Wärmereize, welche in gleichen zeitlichen Abständen auf die Volarseite des Unterarmes einwirkten, verursachten eine gleichmäßige Wärmeempfindung, wenn die Periodendauer 1,5 Sek. lang war, wobei auf Reiz und reizfreies Intervall die gleiche Zeit von 0,75 Sek. kam. An der Vola manus betrug die Periodendauer 1,88 Sek. Kälteempfindungen verschmolzen unter gleichen Bedingungen am Arm bei einer Periodendauer von 0,53 Sek. (Pause von 0,26 Sek.); an der Hohlhand ebenso. Alternierend einwirkende Wärme- und Kältereize verschmolzen bei einer geringeren Frequenz, also längerer Periodendauer, als Kältereize.

[1]) Siebrand: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 45. 1911.
[2]) Abbott: Psychol. monogr. Bd. 68. März 1914.
[3]) Alsberg: Dissert. Marburg 1863.
[4]) Schmotin: Zeitschr. f. Biol. Bd. 52, S. 189. 1909.
[5]) Fabritius u. Bermann: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 151, S. 125. 1913.
[6]) Rauber: Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1869, Nr. 24.
[7]) Goldscheider: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1885, S. 345; Ges. Abh. Bd. 1, S. 179.
[8]) Basler: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 151, S. 226. 1913.

Kastorf[1]) fand, daß bei Anwendung strahlender Wärme bei kürzerer Periodendauer, als Basler ermittelt hatte, noch diskontinuierlich empfunden wird. An der Volarseite des Unterarmes fand sich erst bei 0,406 Sek. durchschnittlicher Periodendauer Verschmelzung. Die längste bzw. kürzeste Periodendauer, bei der noch Diskontinuität wahrgenommen wurde, betrug 0,625 bzw. 0,312 Sek. Die Bevorzugung der Kälteempfindung ist Basler geneigt, auf die oberflächlichere Lage der betreffenden Endorgane zurückzuführen.

h) Verbreitung des Temperatursinns.

Im allgemeinen überwiegen überall am Körper die Kältepunkte. Es gibt jedoch *eng* umgrenzte Stellen, welche mehr Wärme- als Kältepunkte enthalten, wie andererseits Gebiete selbst von größerer Ausdehnung, welche Kältepunkte in großer Zahl, aber Wärmepunkte nur vereinzelt oder gar nicht aufweisen; so enthält die Conjunctiva bulbi in mäßiger Zahl Kältepunkte, die sich besonders in der Nähe der Gefäße finden (v. Frey); die Hornhaut des Auges ist am Rande kälteempfindlich. Wärmepunkte wurden an der Conjunctiva bulbi und der Cornea von v. Frey und Kiesow vermißt, was ich bestätigen kann, von Donaldson gefunden; auch Stein gibt eine Wärmeempfindlichkeit der Cornea an[2]). Rothmann[3]) fand auch die Conjunctiva palpebralis wärmeunempfindlich und für Kälte sehr schwach empfindlich. Die Umschlagsstelle sowie Plica und besonders Caruncula lacrimalis ist sehr kälteempfindlich; bei Wärmereizen findet sich ausgesprochene paradoxe Kälteempfindung.

Bei Untersuchung mittels kleiner Reizflächen läßt sich feststellen, daß gänzlich temperaturunempfindliche Stellen vorkommen. Es sind solche, welche keine Temperaturpunkte enthalten. Nur an diese ist, wenigstens an der äußeren Haut, die Temperaturempfindlichkeit gebunden.

Die örtliche Ausbildung des Temperatursinnes entspricht dem Eintritt und der Verbreitung der Hautnervenstämme. Nach den Grenzen der sensiblen Innervationsgebiete hin nimmt die Entwicklung des Temperatursinnes ab; ja es können unempfindliche Lücken zwischen ihnen vorhanden sein. Ferner können sich an den Eintrittsstellen der Nerven Lücken (analog dem blinden Fleck) finden. Schon von E. H. Weber wurde beobachtet, daß der Temperatursinn in der Mittellinie des Körpers schwächer ist als seitlich. Jedoch zeigt der den Dornfortsätzen entsprechende Hautstrich eine größere Kälteempfindlichkeit als die seitlich angrenzenden Teile, während für die Wärmeempfindlichkeit das Umgekehrte zutrifft. Die absolute Stärke der Temperaturempfindung nimmt von der Peripherie nach dem Rumpf hin zu (umgekehrt wie die Unterschiedsempfindlichkeit), steht somit in einem umgekehrten Verhältnis zur Tastempfindlichkeit (Druckpunkte, Ortssinn); z. B. zeigt die Volarfläche des Nagelgliedes der Finger an der Beere einen sehr feinen Ortssinn bei schwacher Temperaturempfindlichkeit, während die proximale Hälfte der Phalanx geringeren Ortssinn und bessere Temperaturempfindlichkeit besitzt. Der Temperatursinn ist in beiden Körperhälften im großen und ganzen gleich angelegt, jedoch bestehen im einzelnen geringfügige Differenzen, besonders im Gesicht. Eine häufig anzutreffende Bevorzugung der linken gegenüber der rechten Hand wurde besonders bei Handarbeitern gefunden. Schon E. H. Weber hatte bemerkt, daß die örtlichen Unterschiede des Temperatursinnes nicht allein der Beschaffenheit der Oberhaut, sondern der Anlage des nervösen Apparates zuzuschreiben seien. Genauere Feststellungen rühren von Goldsdheider[4]) her.

[1]) Kastorf: Zeitschr. f. Biol. Bd. 71, S. 2. 1920.
[2]) Stein: Klin. Wochenschr. Jg. 4, Nr. 17. 1925.
[3]) Rothmann: Arch. f. Dermatol. u. Syphilis. Bd. 139, S. 227. 1922.
[4]) Goldscheider: Verhandl. d. physiol. Ges. zu Berlin 1. VII. 1887; Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. Bd. 18, H. 3. 1887 (auch als Sonderabdruck erschienen: Eine neue Methode der Temperatursinnprüfung. Berlin: A. Hirschwald 1887); Ges. Abh. Bd. 1, S. 301.

Goldscheider prüfte die absolute Temperaturempfindlichkeit, ausgedrückt durch die Intensität der Empfindung, welche ein und derselbe Reiz hervorruft. Es wurden 12 Stufen der Kälte-, 8 Stufen der Wärmeempfindlichkeit unterschieden. Erstere ist durchweg intensiver und verbreiteter angelegt als letztere. Bis auf einzelne Stellen besteht ein proportionales Verhältnis beider zueinander. Die örtlichen Verschiedenheiten sind lediglich durch die Innervation bedingt. Die einzelnen peripherischen Innervationsbezirke sind durch Lücken von geringerer Temperaturempfindlichkeit voneinander getrennt. Auf Knochen und Knochenvorsprüngen ist die Temperaturempfindlichkeit meist eine geringere als in der Umgebung. Die von Weber und Nothnagel hervorgehobene Erscheinung, daß der Temperatursinn in der Mittellinie des Körpers schwächer ist als seitlich, konnte im ganzen bestätigt werden. Im allgemeinen nimmt die Temperaturempfindlichkeit von der Peripherie nach dem Rumpf hin zu. Die Abb. 20 und 21, welche der zitierten Arbeit entnommen sind, bringen die 12 Abstufungen der Kälteempfindlichkeit und die 8 Abstufungen der Wärmeempfindlichkeit zur Darstellung. Bezüglich der Temperatursinn-Topographie an Kopf, Hals, Hand und Fuß müssen die Abbildungen der Originalarbeit eingesehen werden.

Veress[1]) untersuchte die topographische Empfindlichkeit für Wärme und Wärmeschmerz mittels Feststellung der Schwellenwerte. Seine Ergebnisse sind im wesentlichen: Die symmetrischen Regionen der beiden Körperhälften können verschieden empfindlich sein. Eine größere Empfindlichkeit der linken Seite gegenüber der rechten ist nur auf Grund der Mittelwerte der von sehr vielen Körperregionen zusammengefaßten Befunde erkennbar. Der Rumpf ist empfindlicher als die Extremitäten, an letzteren der proximale Anteil empfindlicher als der distale. Die an der Mittellinie gelegenen Gebiete des Rumpfes sind im allgemeinen weniger empfindlich als die lateralen Flächen. Die lateralen Flächen der Extremitäten sind weniger empfindlich als die medial gelegenen Gebiete derselben. Die Wärmeempfindlichkeit hängt von dem Reichtum der Innervation ab, außerdem sind Dicke der Epidermis, Angewöhnung und Übung von Einfluß. Im großen und ganzen entsprechen die Ergebnisse, abgesehen von Einzelheiten, denen von Goldscheider.

Elo und Nikula[2]) untersuchten topographisch die Wärmeschwellenwerte bei einer Berührungsdauer von 1 Sek. und Zimmertemperatur von 22°. Die Einzelwerte gehen stark auseinander.

Gegen meine topographischen Bestimmungen der Wärmeempfindlichkeit hat Alrutz den Einwand erhoben, daß ich nicht die reine Wärmeempfindung, sondern die Hitzeempfindung untersucht hätte, da bei meiner Prüfungsmethode auch die Kälteneryen mitgereizt worden seien. Indem dieser Forscher einen schwächeren Wärmereiz wählte, fand er die örtlichen Abstufungen der Wärmeempfindlichkeit von geringerer Mannigfaltigkeit als ich (3 statt 8). Daß eine zu schwache Reizintensität dem Differenzierungsvermögen der Empfindungen entgegensteht, ist nicht bloß eine allgemeingültige sinnesphysiologische Tatsache, sondern läßt sich auch speziell bei der Prüfung der einzelnen Wärmepunkte bestätigen. Ich fand an Wärmepunkten der Beugefläche des Unterarmes als optimale Reiztemperatur 42–41°; bei 40—38° trat schon ein gewisser Nachlaß in der Differenzierung, d. h. der Erkennbarkeit der Abstufungen der den einzelnen Punkten eigenen Empfindungsintensität ein; bei 36–35° waren die Unterschiede zwar noch erkennbar, aber doch recht verwischt; bei 33° waren die in der Reihe der Empfindlichkeit am weitesten auseinanderstehenden Punkte noch eben zu differenzieren. Bei 32—31–30,5° erschienen die verschiedenen Punkte nahezu gleich schwach, so daß erst nach längerer Berührungsdauer kleine Unterschiede hervortraten[3]). Nach Alrutz ist es unmöglich, daß eine reine Wärmeempfindung über eine gewisse Grenze hinaus bei wachsendem Reiz an Intensität zunimmt. Dies widerstreitet der Erfahrung. In jeder Hitzeempfindung steckt ein Stück stärkerer Wärmeempfindung.

Körpergegenden von großer Temperaturempfindlichkeit sind Augenlider, Mammillen, Rücken, Gesäß. Die Stirn ist stark kälte-, aber nur sehr mäßig wärmeempfindlich. Die Empfindlichkeit für Wärmereize ist besonders gering an der Kopfhaut, Kniescheibe, am Fuß, in der Mundhöhle, an der Zunge.

[1]) Veress: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 89, S. 1. 1902.
[2]) Elo u. Nikula: Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 24, S. 226. 1911.
[3]) Vgl. meine Kritik der Alrutzschen Einwände. Zeitschr. f. klin. Med. Bd. 75. 1912.

Einige Körpergegenden entbehren bei vorhandener Kälteempfindlichkeit ganz der Wärmeempfindlichkeit: Conjunctiva bulbi und Cornea (vgl. oben); Umschlagsstelle der Conjunctiva, Plica, Caruncula lacrymalis; mittlerer Teil der

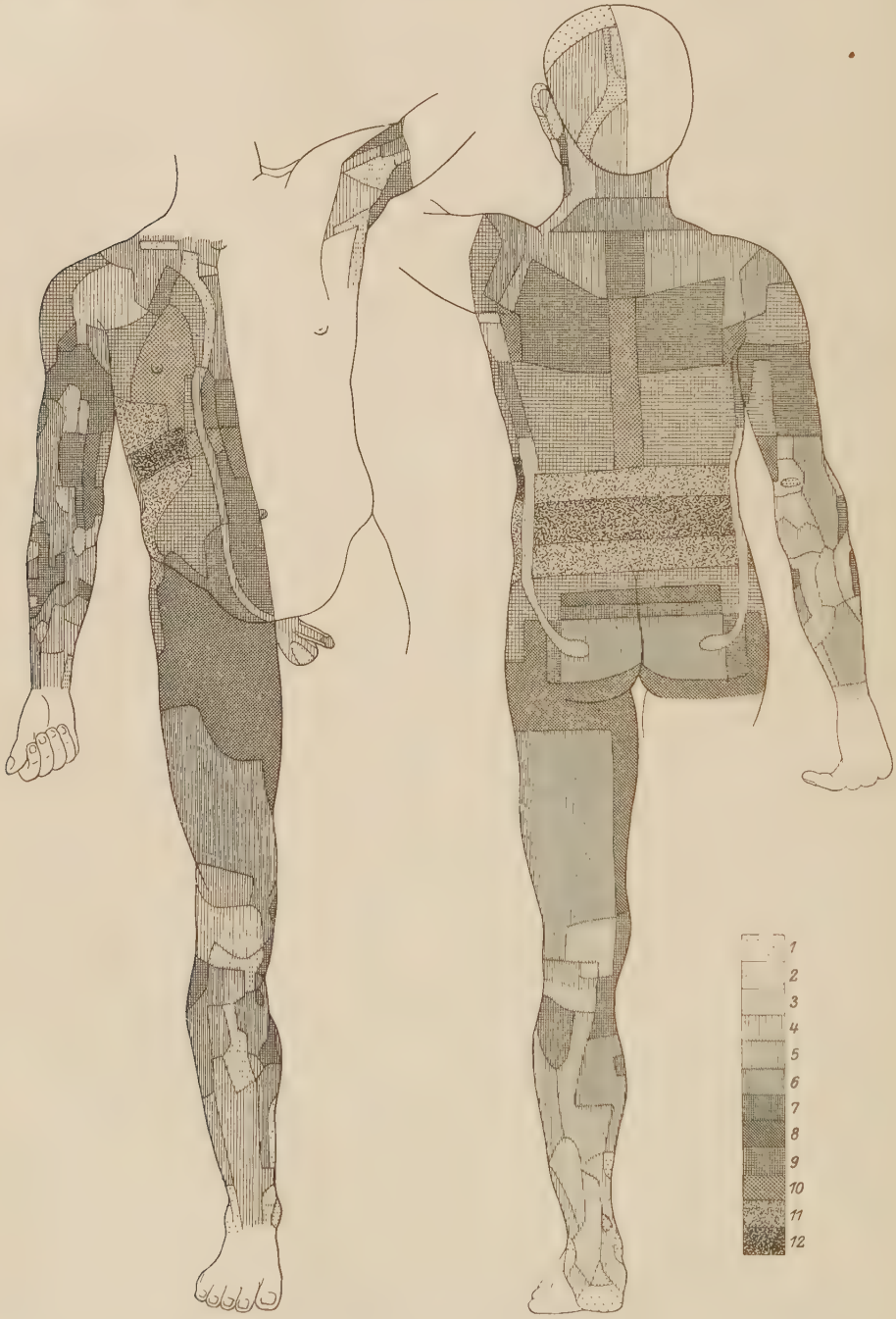


Abb. 20. Topographie der Kälteempfindlichkeit.

Unter- und Oberlippe; Zahnfleisch; Boden der Mundhöhle; Gaumen; an der Wangenschleimhaut ist die Wärmeempfindung sehr schwach entwickelt. Auch die Glans penis zeigt ein starkes Mißverhältnis der Wärme- zur Kälteempfindlichkeit.

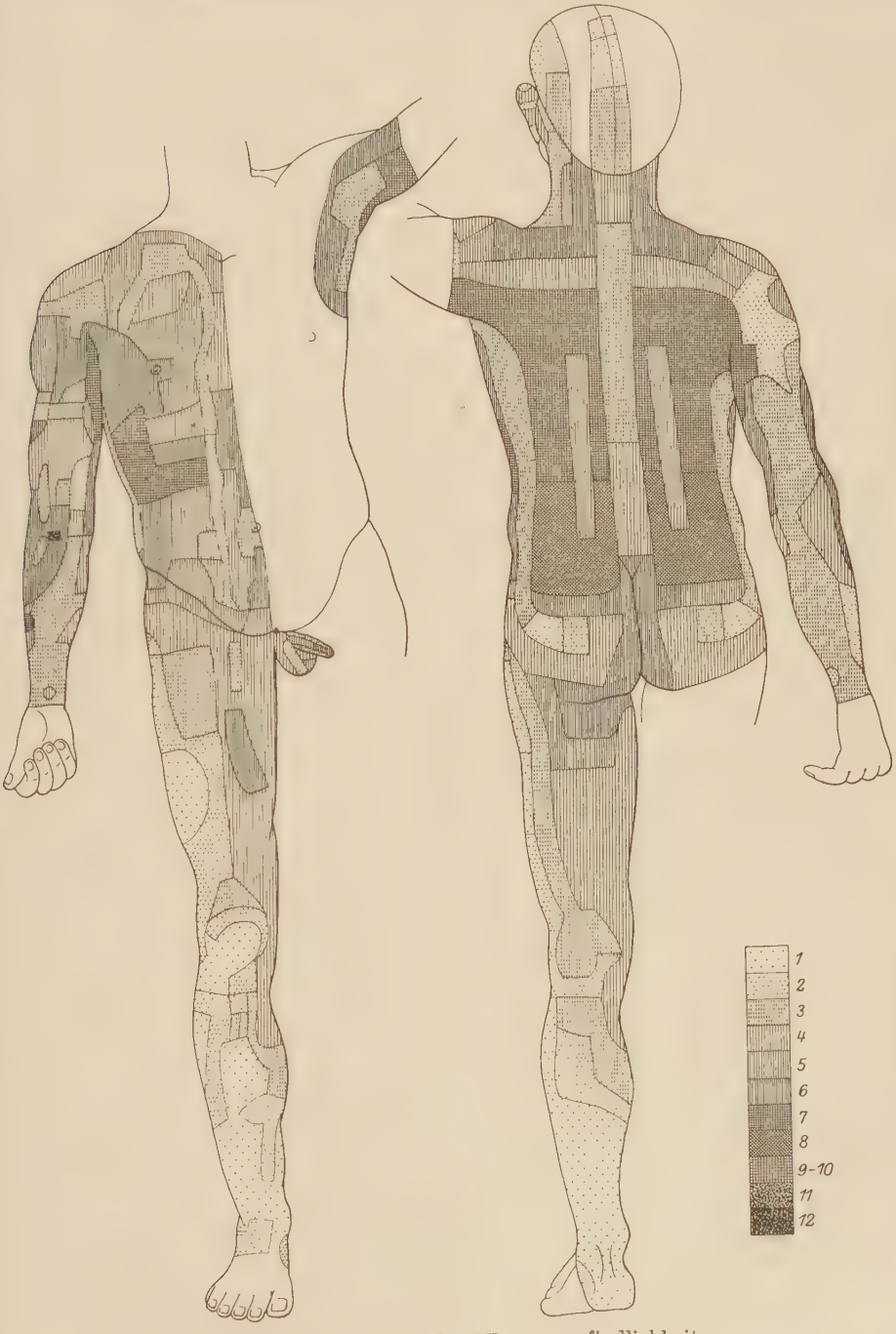


Abb. 21. Topographie der Wärmeempfindlichkeit.

Die Nasenhöhle ist in ihrem vorderen, dem Naseneingang zunächstliegenden Teil temperaturempfindlich, in den tieferen Abschnitten nicht mehr. Mundhöhle und Rachen sind temperaturempfindlich. Die Zunge verfügt über gute Kälte-, aber nur schwache Wärmeempfindlichkeit, die Temperaturempfindung ist besonders an den Papillae fungiformes entwickelt.

In der Speiseröhre jenseits des Kehlkopfeinganges wird Kälte und Wärme schwach empfunden. Nach dem Verschlucken einer kalten Flüssigkeit entsteht in der Magengegend eine Kälteempfindung. Nach Lennander kommt dieselbe in der Haut des Epigastriums zustande; nach Mackenzie handelt es sich um einen viscero-motorischen Reflex auf die Gefäße und glatten Muskelfasern der Bauchhaut. Ganter goß Personen, bei denen ein Pneumoperitoneum angelegt war, mittels eines doppelwandigen Magenschlauches kaltes Wasser in den Magen, welches eine Kälteempfindung auslöste. Diese konnte weder durch Fortleitung auf die Bauchwand noch durch die Speiseröhre bedingt sein. Alkohol, in derselben Weise beigebracht, erzeugte eine Wärmeempfindung. Dagegen behauptet Hertz, daß der Magen keine Temperaturempfindung besitze; wenn nämlich dafür gesorgt werde, daß beim Eingießen in den Magen die untere Partie des Oesophagus nicht beeinflußt werde, so komme weder eine Kälte- noch eine Wärmeempfindung zustande. Auffallend ist die Verspätung der Temperaturempfindung.

Das Rectum empfindet nur am untersten Abschnitt und am Analring Temperaturen. Die Blase und männliche Harnröhre ist gleichfalls bis auf 2—3 cm oberhalb des Orificium ext. unempfindlich gegen Temperaturen, ebenso die Vagina.

Die Epiglottis, Sinus pyriformis, Aryknorpel, die falschen und wahren Stimmbänder und die subglottische Gegend vermitteln Temperaturempfindungen[1]).

i) Reaktionszeiten.

Daß Wärmereize langsamer zur Wahrnehmung gelangen als Kältereize, wurde zuerst von Herzen bemerkt. Er fand die Reaktionszeit für die Wärmeempfindung = 0,5—0,6 Sek., für die Kälteempfindung 0,25—0,3 Sek.[2]). Ich selbst wies 1885 auf den verschiedenen zeitlichen Verlauf der Kälte- und Wärmeempfindung hin. Tanzi bestätigte die Untersuchungen Herzens[3]) an 4 Personen: Mittelwert der Reaktionszeit für *K* (Kälteempfindung) = 0,227, für *W* (Wärmeempfindung) = 0,507 Sek. Bolko Stern[4]) fand bei Gesunden eine zeitliche Inkongruenz zwischen Berührungs- und Wärmeempfindung, aber nicht zwischen Berührungs- und Kälteempfindung. Bei Tabikern konnte er mehrfach eine Verzögerung der Wärmeempfindung um mehrere Sekunden konstatieren. Ähnliches hatte Ewald gefunden[5]). v. Vintschgau stellte 1883 Untersuchungen über diesen Gegenstand an und bemerkte, daß Unterschiede in den Reaktionszeiten bei Erregungen der verschiedenen Stellen mit Kältereizen vorzukommen scheinen, welche nicht bloß durch verschiedene Entwicklung der Epidermis erklärt werden können[6]). Später hat er ausführlicher über seine mit Steinach zusammen ausgeführten Versuche berichtet[7]). Von den Werten dieser Autoren seien folgende genannt (in Sekunden):

[1]) Müller, L. R.: Mitt. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. Bd. 18, S. 4. 1908. — Zimmermann, R.: Ebenda Bd. 20, S. 3. 1909. — Hertz, Cook u. Schlesinger: Journ. of physiol. Bd. 37, 1908. — Schwenkenbecher: Münch. med. Wochenschr. 1908, S. 28. — Lennander: Mitt. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. Bd. 10, 1902. — Melchior: Berlin. klin. Wochenschr. 1918, S. 951. — Mackenzie: Krankheitszeichen und ihre Auslegung. Würzburg 1917. — Ganter: Med. Klinik 1921, Nr. 29.

[2]) Herzen: Lo Sperimentale de Florence, Okt. 1879.

[3]) Nach Herzen: Extrait des Arch. des sciences physiques et natur. Bd. 15. Juni 1886.

[4]) Stern, Bolko: Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. Bd. 13, S. 485. 1886.

[5]) Ewald: Arch. f. Anat. u. Physiol., Phys. Abt., 1883, S. 455.

[6]) v. Vintschgau: Ber. d. wiss.-med. Vereins zu Innsbruck XIII, Sitzung v. 16. II. 1883.

[7]) v. Vintschgau u. Steinach: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 41, S. 367, 1887,

	v. Vintschgau	Steinach
Kältereiz (2—4⁴/₅°)		
Gesicht	0,15 —0,17	0,114—0,124
Hand	0,185—0,208	0,152—0,194
Wärmereiz (45—49°)		
Gesicht	0,144—0,158	0,117—0,146

Bei meinen Untersuchungen wurden Hautstellen von großer und möglichst gleicher Dicke der Epidermis ausgesucht und starke Temperaturreize angewendet. Zur Reizung diente eine Metallkugel, die mit einem eingelassenen Thermometer versehen war. Die Einrichtung war so getroffen, daß beim Kontakt der Kugel mit der Haut ein Strom unterbrochen wurde. Es stellte sich heraus, daß die Reaktionszeit besonders von der örtlichen Temperaturempfindlichkeit abhängt; ferner von der Reizstärke. Die Verschiedenheiten der zwischen Reizbeginn und Reaktion auf die Empfindungsschwelle gelegenen Zeitintervalle sind im wesentlichen durch die zur Erzielung des Schwellenwertes erforderliche Dauer des Kontaktes (Reizeinwirkungsdauer) bestimmt; es ist daher kein Grund vorhanden, für die Leitungszeit der Temperaturempfindungen in der peripherischen oder zentralen Leitungsbahn einen anderen Betrag anzunehmen als für die Druckempfindungen. Auch kann aus der für die beiden Arten von Temperaturreizen unterschiedlichen Reaktionszeit, welche für Wärmereize größer ist als für Kältereize, nicht auf eine Differenz der Leitungszeit geschlossen werden, da vielmehr die zur Erzielung der Empfindungsschwelle nötige Kontaktdauer bei den Wärmereizen größer ist als bei den Kältereizen.

Die Vermutung von Herzen, daß die Erregung der Wärmenerven langsamer geleitet werde und im Rückenmark die Bahn durch die graue Substanz einschlage, während die Erregung der Kältenerven durch die Hinterstränge gehe, erscheint daher nicht gerechtfertigt.

Die Wärmeempfindung steigt langsam, die Kälteempfindung steil an; es scheint, daß erstere einer längeren Dauer bedarf, um merklich zu werden.

Lehmann[1]) fand für Kältereize Reaktionszeiten von 0,275–0,340 Sek., für Wärme 0,290–0,430 (52°) und 0,475–0,525 Sek. (42°). In einer anderen Versuchsreihe gingen die Mittelwerte je nach der Reizintensität in folgender Weise auseinander: 44° 0,596 Sek., 53° 0,530 Sek., 64° 0,458 Sek., 70° 0,369 Sek. Eine andere Versuchsperson zeigte höhere Werte. Es handelte sich zum Teil um Vermischung mit Schmerzreaktionen.

Bei intensiven Reizen (15° und 50°) besonders temperaturempfindlicher Stellen fand *ich* folgende Mittelwerte (in Sekunden):

	Kälte	Wärme
Gesicht	0,135	0,190
Obere Extremität	0,150	0,270
Bauch	0,226	0,620
Untere Extremität . . .	0,255	0,790

Sind die ausgelösten Empfindungen nur von mäßiger oder geringer Intensität, so sind die Zeitwerte größer und mehr schwankend. Die beträchtliche Höhe der Wärmereaktionszeiten der unteren Extremität und des Bauches beruhen auf der schwachen Wärmeempfindlichkeit dieser Teile.

Die zeitliche Differenz zwischen den Kälte- und Wärmereaktionen haben mehrere Forscher auf eine tiefere Lage der Wärmenervenenden bezogen (s. S. 141).

III. Theorie des Temperatursinns.

a) Vorgang in der empfindlichen Nervenschicht.

Über die Wärmebewegung in der Haut und speziell in der Schicht der temperaturempfindlichen Nerven ist bis jetzt etwas Sicheres nicht festgestellt. Über die Art des in dem Hautquerschnitt bestehenden Wärmegefälles fehlen uns nähere Daten. Jedenfalls ist dasselbe nicht gleichmäßig, da die Leitungsfähigkeit der Lederhaut besser ist als die der Oberhaut und des Fettgewebes. Es ist auch nicht ohne Belang, daß die Oberhaut der Wärmeverteilung durch die Blutströmung entbehrt; innerhalb ihrer selbst wird wahrscheinlich das Stratum corneum

[1]) Lehmann: Die Hauptgesetze des menschlichen Gefühlslebens, 2. Aufl. 1914.

schlechter leiten als die tieferen Zellschichten. Die Temperatur der Subcutis kann als nahezu konstant betrachtet werden, wenigstens für das Problem der Wärmeleitung durch die Haut, wenn sie auch noch unter der Bluttemperatur liegt; sie beträgt nach Zondek[1]) 35,2—36,1° in Fällen, in denen in 9 cm Tiefe im Gewebe 36,6—37,1° gefunden werden. Eine absolute Konstanz besteht erst in größerer Tiefe (auf 1 cm Muskulatur etwa 0,25° Gefälle). Ebbecke[2]) weist darauf hin, daß es weniger auf das Wärmeleitungsvermögen der Gewebsschichten als auf die nach seiner Meinung nicht beachtete Verbreitung der Wärme durch das strömende Blut (Wärmekonvektion) ankomme; er vergleicht die Haut mit einem System von Kämmerchen, die durch die Warmwasserleitung des Blutes geheizt und von dem „Hornfenster des Epidermis" überdeckt sind. Zweifellos wird die physikalische Betrachtung durch diesen Umstand kompliziert, sie gilt aber immerhin für die Epidermis, an deren innerer Grenzfläche die Kälteendorgane zu suchen sind, nur daß, wie Pütter[3]) richtig hervorhebt, diese Grenzfläche nicht eben ist, sondern sich der Architektonik der Papillen anpaßt. Eine Durchlässigkeit der Haut für Wärmestrahlen ist sicherlich vorhanden, aber sie ist gering, so daß sie praktisch gegenüber der Wärmeleitung kaum in Betracht kommt. A. Rauber[4]) hat sie verschwindend gering gefunden. Masje[5]) behauptete dagegen, daß die Oberhaut diatherman sei, weil strahlende Wärme schneller empfunden würde als leitende. Nach *meinen* Versuchen ist jedoch diese Beobachtung nicht zutreffend[6]). Auch einige l. c. beschriebene andere Versuche sprechen dagegen, daß eine in Betracht kommende Durchlässigkeit für Wärmestrahlen besteht, die man ihr, da sie eine gewisse Durchlässigkeit für Lichtstrahlen besitzt, bis zu einem gewissen Grade wird zuerkennen müssen. Die Leitungsfähigkeit der Haut ist von Klug[7]) untersucht, aber nicht für Cutis und Epidermis gesondert bestimmt worden; immerhin geht aus seinen Untersuchungen hervor, daß das Wärmeleitungsvermögen der Oberhaut schlechter ist als das der Lederhaut.

Eine mathematische Berechnung über die Wärmebewegung in der temperaturempfindlichen Schicht hat F. Goldscheider im Anschluß an meine Arbeit über die Reaktionszeiten s. dort ausgeführt. Die von ihm gegebene Formel würde eine Berechnung der einem äußeren Temperaturreiz von gegebener Größe entsprechenden Wärmebewegung zulassen, wenn gewisse Konstanten, nämlich das Leitungsvermögen der Haut (Oberhaut), die Dichtigkeit (spezifisches Gewicht), ihre spezifische Wärme, die Entfernung der Schicht von der Oberfläche, bekannt wären. Ohne die Formeln hierher zu setzen, sei nur bemerkt, daß die Erwärmung der Schicht proportional der Differenz zwischen Reiz und Hauttemperatur ist, während zur Zeitdauer keine einfache Beziehung besteht; auch die Geschwindigkeit, mit welcher die Temperatur der Schicht sich ändert, ist proportional der Reizstärke. Die Zeit des Maximums der Geschwindigkeit, mit welcher die Schichttemperatur steigt oder sinkt, ist lediglich von der Tiefe der Schicht und den physikalischen Konstanten abhängig, demnach an einer gegebenen Hautstelle für alle Reizstärken dieselbe. Sie ist umgekehrt proportional der Leitungsfähigkeit, direkt proportional dem Quadrat der Entfernung der Schicht von der Hautoberfläche. Die Einlagerung der Nervenendorganschicht zwischen die beiden differenten Medien dürfte nicht ohne Bedeutung sein, insofern die in das Grenzgebiet fallenden Nerventeile ihre Eigentemperatur in erheblich anderer Weise ändern werden als die innerhalb der besser leitenden Lederhaut gelegenen Teile, und somit im Bereiche jener sich schärfere Temperaturgegensätze bilden werden. Der Einwand von Ebbecke gegen eine solche physikalisch-mathematische Betrachtung, daß die Wärmekonvektion nicht berücksichtigt sei, trifft für den

[1]) Zondek: Münch. med. Wochenschr. Jg. 66. 1919; Jg. 67. 1920.
[2]) Ebbecke: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 169, S. 305. 1917.
[3]) Pütter: Zeitschr. f. Biol., N. F. Bd. 74, S. 56. 1922.
[4]) Rauber, A.: Sitzungsber. d. naturforsch. Ges. Leipzig 1885. — Rauber-Kopsch: Lehrb. d. Anat. Bd. VI.
[5]) Masje: Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 107, S. 17. 1887.
[6]) Goldscheider: Über die Reaktionszeiten usw. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. S. 424. 1888; Ges. Abh. Bd. 1, S. 297.
[7]) Klug: Zeitschr. f. Biol. Bd. 10, S. 73. 1874.

angenommenen Fall, daß die empfindliche Schicht zwischen Lederhaut und Oberhaut gelegen ist, nicht zu. Ich zitiere aus der Arbeit von F. Goldscheider: „Die Wärmeverteilung in der Lederhaut durch Blutströmung ist außer Betracht geblieben. Dieselbe wird im Verein mit dem besseren Wärmeleitungsvermögen dieser Hautschicht dahin wirken, das Wärmegefälle innerhalb derselben weniger steil zu machen. Insofern ist ihr Einfluß in den vorangegangenen Suppositionen bereits enthalten."

Es geht daraus zugleich hervor, daß uns der Gesichtspunkt der Wärmekonvektion keineswegs fremd war. Sollte die Schicht der Wärmenervenenden tatsächlich wesentlich tiefer liegen, was aber kaum anzunehmen ist, so würden sich freilich Verhältnisse ergeben, die eine Berechnung noch schwieriger gestalten würden.

Die den Schwellenreizen entsprechenden Wärmeveränderungen in der empfindlichen Schicht sind wahrscheinlich sehr geringfügig. Pütter [1]) hat versucht, durch Einsetzung von Annäherungswerten für die Konstanten unter Annahme der Formeln von F. Goldscheider den wirklichen Verhältnissen näherzukommen. Die sich ergebenden äußerst geringen Werte der Temperaturveränderungen in der empfindlichen Schicht müssen im Original eingesehen werden. Der Verf. gelangt auch zu einer Berechnung der wahrscheinlichen Entfernung der Endorgane von der Hautoberfläche, die etwa der Grenzschicht der Epidermis und Cutis entspricht.

b) Adaptation.

E. H. Weber meinte, daß nicht die absolute Temperatur der Haut, sondern lediglich der Akt des Steigens oder Sinkens der Hauttemperatur als Wärme oder Kälte empfunden werde; Vierordt, daß die Richtung des durch die Haut fließenden Wärmestromes maßgebend sei, derart, daß der nach außen gerichtete Strom als Kälte, der nach innen gerichtete als Wärme zur Wahrnehmung gelangt; Hering, daß die wirkliche Höhe der Eigentemperatur des cutanen Nervenapparates ausschlaggebend sei, und zwar so, daß dieselbe, solange sie sich unterhalb der von ihm so genannten Nullpunktstemperatur befinde, als kalt, oberhalb derselben als warm empfunden werde. Unter Nullpunktstemperatur versteht er diejenige Eigentemperatur der Haut bzw. der nervösen Endorgane, bei welcher weder warm noch kalt empfunden wird; erstere ist selbst wieder innerhalb gewisser Grenzen veränderlich und von den Veränderungen der absoluten Hauttemperatur abhängig. Indem der nervöse Apparat sich dem Wechsel der Hauttemperatur anpaßt, steigt und fällt der Nullpunkt mit dem Steigen und Fallen der Hauttemperatur, jedoch viel langsamer (Adaptation). Alle diese Theorien wurden zu einer Zeit aufgestellt, als die Dualität des Temperatursinnes noch nicht bekannt war, durch welche einer einheitlichen Deutung Schwierigkeiten bereitet werden. Wenn wir von der unhaltbaren Vierordtschen Thorie absehen, so wird den Tatsachen am einfachsten die Webersche Anschauung gerecht, sobald wir dieselbe so modifizieren, daß der Vorgang des Sinkens der Temperatur des nervösen Aufnahmeapparates den adäquaten Reiz für die Endorgane der Kältenerven, des Steigens denjenigen für die Endorgane der Wärmenerven darstellt. Die Heringsche Theorie müßte eine vollkommene, nicht ganz einfach vorzustellende Harmonie beider Apparate voraussetzen und gibt kein klares Bild von dem Reizvorgang, welcher durch den Abstand der Hauttemperatur gegeben sein soll. Hering hatte die Webersche Theorie unter Hinweis auf einen von Weber selbst angeführten Versuch bekämpft: „Wenn man einen Teil der Haut des Gesichts, z. B. der Stirn, mit einem +2° kalten Metall einige Zeit, z. B. 30 Sek., in Berührung bringt und dasselbe dann entfernt, so fühlt man ungefähr 21 Sek. lang die Kälte an jenem Teil der Haut." Weber erklärte diese Erscheinung, die seiner Theorie zu widersprechen schien, da die sich wieder erwärmende Stelle eine Wärmeempfindung geben müßte, in einer kaum haltbaren Weise so, „daß die Nerven der angrenzenden Haut, der nun von der erkälteten Haut Kälte mitgeteilt wird, die Empfindung der Kälte hervorbringen".

[1]) Pütter: Zeitschr. f. Biol. Bd. 74, S. 56. 1922.

Ich habe schon 1885 dagegen vorgebracht, daß die Temperaturreize von einer sehr beträchtlichen Nachdauer der Empfindung gefolgt werden, und daß z. B. die momentane Reizung eines einzelnen gut empfindlichen Kältepunktes eine lange Nachdauer bedingen kann, welche unmöglich durch die Senkung der Hauttemperatur unter den physiologischen Nullpunkt erklärt werden könne. So ist die Kältenachdauerempfindung sehr auffällig nach einem Kältereiz an Zunge, Gaumen, Wangenschleimhaut in der geschlossenen warmen Mundhöhle. Ich wies dabei auch auf folgende für die lange Dauer des Erregungszustandes sprechende Erscheinung hin: Reizt man eine gut temperaturempfindliche Stelle mittels eines flächenhaften Kälte- oder Wärmereizes, so kann man zuweilen, nachdem die Nachempfindung bereits abgeblaßt ist, durch einen leichten mechanischen Reiz die kalte bzw. warme Empfindung wieder zurückrufen.

Hering stützte seine Adaptationslehre durch die Erscheinung des sukzessiven Kontrastes, welche im wesentlichen darin besteht, daß der gleiche Temperaturreiz, z. B. Wasser von einer der Haut naheliegenden Temperatur, sowohl als warm wie als kalt empfunden werden kann, je nachdem die betreffende Hautstelle, z. B. die Hand, sich vorher in einem kälteren oder wärmeren Medium befand.

Webers Versuch: „Tauche ich meine Hand 1 Minute lang in Wasser von der Temperatur $12^1/_2°$ und dann in Wasser von 18°, so habe ich in dem letzteren einige Sekunden lang das Gefühl der Wärme, hierauf aber stellt sich allmählich das Gefühl der Kälte ein" usw.

Herings Versuch: „Man bringe eine Flüssigkeit, z. B. das Quecksilber Q, auf diejenige Temperatur, bei welcher der eingetauchte Finger weder Kälte noch Wärme empfindet. Sodann tauche man denselben Finger in ein Quecksilber Q', welches kälter, z. B. auf Zimmertemperatur, ist. Bringt man dann nach etwa 30 Sek. den Finger in das Quecksilber Q zurück, so empfindet man in diesem deutliche Wärme" usw.

„Taucht man die eine Hand in kaltes Wasser (6—10°), die andere gleichzeitig in heißes (40—45°) und bringt nach 20—30 Sek. beide Hände in Wasser von 25—27°, so empfindet die eine Hand das Wasser deutlich warm, die andere deutlich kalt."

Die Kontrasterscheinungen erklären sich nach der Weberschen Theorie ohne weiteres und bedürfen an sich nicht der Annahme einer Adaptation. Vielmehr setzen sie lediglich voraus, daß der nervöse Apparat, welcher durch Steigen und Fallen der Hauttemperatur gereizt wird, seine Reizbarkeit auch bei Veränderungen der Hauttemperatur beibehält.

Die Erhaltung der „Konstanz der Reizbarkeit" des thermischen Apparates wird wahrscheinlich dadurch erleichtert, daß die Temperaturschwankungen der Endorgane bei nicht allzu großer Kontaktdauer erheblich geringer sind als die der Oberfläche.

Holm[1]) hat die Dauer der Temperaturempfindung an der Bauchhaut bei Einwirkung einer konstant temperierten Metallfläche (Thunbergs Temperator) bestimmt. Die in der Tabelle zusammengestellten Mittelwerte zeigen, daß die Dauer so kurz ist, daß sie mit Wahrscheinlichkeit als durch das Sinken bzw. Steigen der Hauttemperatur bedingt angesehen werden kann, was für die Webersche Theorie spricht, während die nach Hering der Veränderung der Eigentemperatur nachhinkende Verschiebung des physiologischen Nullpunktes längere Zeit beanspruchen würde.

Reizhöhe	Empfindungsdauer	Reizhöhe	Empfindungsdauer
5°	210 Sek.	30°	31 Sek.
10°	165 „	35°	0 „
15°	112 „	40°	126 „
20°	72 „	45°	152 „
25°	47 „		

Holm untersuchte ferner die Nachdauer der Empfindung und fand sie hauptsächlich nach kurzer Einwirkung eines starken Temperaturreizes (so am Bauch und Unterarm nach

[1]) Holm: Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 14. 1903.

einer 15 Sek. übersteigenden Reizungszeit überhaupt nicht) auftretend. An der Stirn jedoch hinterließ eine Kältereizung von 10° noch nach einer Dauer des Kontaktes von 4 Min. eine Nachempfindung, die aber erst nach einem empfindungslosen Intervall (von 40 Sek.) eintrat. Erstere Erscheinung könnte, wie Hering selbst zugab, so erklärt werden, daß die oberflächliche Abkühlung oder Erwärmung zunächst nach innen fortgeleitet wird. Die Nachdauer nach längerer Kältereizeinwirkung wird von Alrutz, Holm, Thunberg im Sinne einer paradoxen Kälteempfindung erklärt, d. h. durch schnelle Erwärmung der abgekühlten Kälteendorgane vom Blut her. Thunberg[1]) bemerkt hierzu, daß diese Ergebnisse, während sie sich mit der Weberschen Theorie vereinigen lassen, entschieden gegen die Heringsche sprechen. „Durch Holms Versuche ist nämlich erwiesen, daß zurückbleibende Kälteempfindungen nur bei sehr intensiven Reizen entstehen; Reize mittlerer Intensität, welche doch sehr deutliche Kälteempfindungen hervorrufen, geben keine nachdauernde Empfindung. Da aber nach Hering die absolute Temperatur der Endorgane reizend wirkt, so wäre man berechtigt, auch bei schwächerer Reizung zurückbleibende Kältesensationen zu erwarten. Die Lehre von der Verschiebbarkeit des physiologischen Nullpunktes kann hierbei zugunsten der Heringschen Theorie kaum herangezogen werden, denn wenn der Nullpunkt genau so schnell verschoben wird, wie die Temperaturänderung vor sich geht, würde ja Herings Theorie mit der Webers zusammenfallen."

Neuere Untersuchungen liegen von Gertz[2]) vor. Die Dauer der Temperaturempfindung bei konstanter Reiztemperatur betrug für 15° 126, für 20° 102, für 25° 52, für 40° 162 Sek. im Mittel; Volarseite des Unterarmes, Verhinderung der Trübung der Empfindung durch Fortleitung mittels Anästhesierung der Umgebung.

Bei kontinuierlicher Änderung der Temperatur dauerte die Temperaturempfindung so lange, als die Temperatur sank oder stieg, war um so gleichmäßiger, je gleichmäßiger dies geschah, und um so deutlicher, je schneller es geschah. Die Dauer kann 35—45 Min. betragen. Auch bei kontinuierlich wachsendem Reiz kommt es zum Ausbleiben der Empfindung, wenn die Steigerungsgeschwindigkeit eine gewisse Größe nicht überschreitet, und zwar bei Kältereiz, wenn die mittlere Temperaturabnahme nicht über 0,15° in der Minute beträgt (Versuchsdauer 20—50 Min.), bei Wärmereiz, wenn sie 0,2—0,25° nicht übersteigt. Den Unterschied zu ungunsten des Wärmereizes erklärt der Autor durch die tiefere Lage der Wärmeendorgane oder durch eine geringere Reizbarkeit derselben. Die „Adaptation" erfolgt dabei im allgemeinen diskontinuierlich, so daß die Empfindung mehrmals aufhört, um schwach und vorübergehend wiederzukommen. Gertz fand nach starker Abkühlung die niedrigste als warm empfundene Reiztemperatur bei 10°, nach starker Erwärmung die höchste als kalt empfundene Reiztemperatur bei 40°. An den Grenzen der „Adaptationsfähigkeit" ist die sonst kleine Indifferenzzone verbreitert, was rein physikalisch oder durch Herabsetzung der Erregbarkeit der Nervenenden bedingt sein könne. Bemerkenswert ist, daß nach völliger Adaptation für Kälte durch verstärkte Blutzufuhr wieder Kälteempfindung ausgelöst werden kann (vgl. unten).

Zwischen 16—24° einerseits und 32—49° andererseits ist eine, praktisch genommen, vollständige Adaptation möglich. Bei 14—12° entfernt sich die Kurve der Adaptationstemperatur von derjenigen der Reiztemperatur, und bei 10° scheint sie sich einer Unerregbarkeit zu nähern; ebenso bei 42°.

Abbott[3]) fand bei sehr eingehenden Untersuchungen, daß die Unterschiedsschwellen im allgemeinen in der Nähe der Adaptationstemperatur am niedrigsten sind. Als solche wählte er: 40°, 37,5°, 35°, 32,5°, 30°, 27,5°, 25°, 22,5°, 20°, 17,5°.

Die Konstanz der Reizbarkeit (Adaptation) ist keine vollkommene. Wäre sie das, so müßte nach der Abkühlung und Erwärmung der Haut der Reizschwellenwert konstant bleiben, was aber nicht zutrifft. Außerdem vergeht eine gewisse Zeit, innerhalb deren die Reizbarkeit zunächst abgeschwächt erscheint und allmählich ihren optimalen Wert erreicht. Die Temperaturnerven bzw. ihre Endigungen erleiden durch die erzwungene Veränderung ihrer Eigentemperatur Veränderungen ihrer Erregbarkeit, welche den sog. Kontrasterscheinungen und der Adaptation entgegenwirken; es ist anzunehmen, daß dies weniger die Folge der Temperaturveränderung als Reizwirkung der an die Haut herangebrachten Außentemperatur ist. Es ist auf folgende Versuche aus meiner Arbeit 1885 hinzuweisen:

---

[1]) Thunberg: Nagels Handb. d. Physiol. Bd. III, S. 676. 1905.
[2]) Gertz: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 52. 1921.
[3]) Abbott: Psychol. Monogr. Bd. 68. März 1914.

Erwärmt man einen Kältepunkt stark, so antwortet er auf den vorherigen Kältereiz mit einer schwächeren Kälteempfindung und gewinnt erst nach einer gewissen Zeit seine frühere Empfindlichkeit wieder. Das gleiche gilt für einen Flächenreiz. Setzt man eine Hautstelle einem sehr erwärmten Luftstrom aus und appliziert gleichzeitig an einem Teil derselben einen flächenhaften Kältereiz, so wird derselbe schwächer wahrgenommen, als wenn man dieselbe Stelle nach Entfernung des warmen Luftstromes in derselben Weise abkühlt. Dasselbe Verhältnis kann man für die Wärmepunkte und für flächenhafte Wärmereize konstatieren, z. B.: Die eine Brustwarze (die Brustwarzen sind sehr wärmeempfindlich) wird abgekühlt, der gleiche Wärmereiz wird an die gekühlte und die andere Warze gebracht. Dann empfindet die letztere ihn wärmer. Taucht man einen Finger in Wasser von 40° und nach 10 Sek. gleichzeitig mit dem entsprechenden der anderen Hand in Wasser von 15°, so empfindet man am erhitzten Finger die Kälte schwächer. — Taucht man einen Finger in Wasser von 15° und dann gleichzeitig mit dem entsprechenden der anderen Seite in warmes Wasser, so fühlt der abgekühlte Finger die Wärme schwächer. — Taucht man einen Finger in Wasser von 15°, den entsprechenden der anderen Hand in Wasser von 32° und nach 10 Sek. beide in Wasser von 40°, so fühlt der abgekühlte Finger die Wärme schwächer.

Die Herabsetzung der Erregbarkeit wächst von einer gewissen Grenze an sehr steil, welche ich am Finger für die Erwärmung bei 39°, für die Abkühlung bei 21° gefunden habe. Die Abstumpfung der Temperaturempfindlichkeit durch vorhergehende Temperaturreize bzw. Veränderung der Hauttemperatur wurde schon von Nothnagel[1]) nachgewiesen. Eine Abkühlung durch Auflegen einer Eisblase bewirkte, daß sowohl Kälte wie Wärme weniger stark empfunden wurde als von der entsprechenden Stelle der anderen Körperhälfte, und daß die Unterschiedsempfindlichkeit von 0,3—0,2° auf 1—3° herabgesetzt war. Entsprechendes fand bei längerem Eintauchen der Hand in heißes Wasser statt.

Ein Temperaturreiz von einer gewissen Stärke entfaltet somit folgende Einwirkungen auf die Temperaturnerven:

1. Er verändert die Temperatur der Haut und schafft dadurch für die folgenden Temperaturreize veränderte Bedingungen der Wärmeaufnahme und -abgabe.

2. Er erzeugt in den gleichsinnigen Nerven einen langsam abklingenden Erregungszustand, bei welchem die Reizbarkeit für den adäquaten Reiz nach einer vorübergehenden Steigerung herabgesetzt ist.

3. Er verändert die Temperatur des nervösen Aufnahmeapparates und setzt dadurch, wahrscheinlich in gleichmäßiger Weise, die Reizbarkeit sowohl der gleichsinnigen wie der ungleichsinnigen Nerven herab.

Die ungleichsinnigen Nerven werden nur durch *eine* Ursache in ihrer Erregbarkeit herabgesetzt, während die gleichsinnigen mehrfach betroffen werden.

Thunberg meint, daß aus meinen Versuchen nicht hervorgehe, daß die Reizbarkeit der Endorgane verändert sei; das Ergebnis lasse sich vielmehr auch physikalisch erklären: durch das Eintauchen des Fingers in kaltes Wasser werden die nach außen von den Endorganen gelegenen Hautschichten abgekühlt; wird jetzt der Finger in warmes Wasser gebracht, so erfolgt die Anwärmung langsamer als vorher. Den gleichen Einwand macht sich Gertz (s. oben) zu eigen; ebenso Hacker[2]). Diese Einwände wären richtig, wenn die Empfindung im Heringschen Sinne von der absoluten Temperatur der Endorgane abhängig wäre. Das Wärmegefälle muß aber steiler sein, wenn der gleiche Wärmereiz auf abgekühlte Haut wirkt und umgekehrt. Wenn daher wirklich die Reizbarkeit von der absoluten Temperatur der Endorgane unabhängig wäre, so dürfte sich das Ergebnis nicht so gestalten, wie es sich bei den obigen Versuchen fand. Thunberg gibt in seiner Bearbeitung in Nagels Handbuch (Bd. III, S. 677) auch die Bedeutung der Temperaturveränderung der Endorgane für ihre Reizbarkeit zu. Bedeutungsvoller ist folgender Versuch Hackers[2]):

[1]) Nothnagel: Dtsch. Arch. f. klin. Med. Bd. 2. 1867.

[2]) Hacker: Beobachtungen an einer Hautstelle mit dissoziierter Empfindungslähmung. Zeitschr. f. Biol. Bd. 61, S. 250. 1913.

Taucht man die Hand durch 30 Sekunden in Wasser von 42° und dann rasch je eine Sekunde lang in Wasser von 48 und 50°, so läßt sich der Temperaturunterschied in den beiden letzten Gefäßen deutlich erkennen, dagegen ist die Unterscheidung nicht mehr sicher, wenn man den Versuch mit der anderen Hand macht, die an die Zimmertemperatur adaptiert war. Der Unterschied von 10° und 12° wurde erst bei vorausgehender Adaptierung an die Temperatur von 15° deutlich erkannt.

Bei einer mit Hahn vorgenommenen Nachprüfung fanden wir, daß bei einer Zimmertemperatur von 18° die an die Luft adaptierte Hand den Unterschied von 48° und 50° wahrnimmt, die in Wasser von 42° getauchte Hand jedoch deutlicher; ferner daß der Unterschied von 10° und 12° seitens der an die Luft adaptierten Hand bei einer Darbietungszeit von 2—$2^1/_2$ Sekunden deutlich wahrgenommen wird und daß das Eintauchen in Wasser von 15° dabei keinen Vorteil gewährt.

Die Unrichtigkeit der Einwände von Thunberg usw. ergibt sich auch daraus, daß bei der Abkühlung die Kälteempfindlichkeit *mehr* leidet als die Wärmeempfindlichkeit[1]).

Ebbecke[2]) änderte die inneren Bedingungen des Wärmegefälles der Haut, indem er den Blutstrom absperrte und wieder zufließen ließ. Der Versuch wird von Ebbecke wie folgt beschrieben:

Der Unterarm wird in Wasser von 15° eingetaucht, wobei die anfangs lebhafte Kälteempfindung nach 7—10 Minuten erlischt. Bevor er aus dem Wasser gehoben wird, wird er durch Esmarchsche Binde oder Recklinghausensche Manschette abgebunden, so daß kein Blut einströmen kann. Nach dem Herausheben und Abtrocknen tritt außer einer flüchtigen, durch den Unterschied von Wasser- und Lufttemperatur veranlaßten geringen Wärmeempfindung keine Temperaturnachempfindung auf. Wird nach einer beliebigen Zeit, etwa 5 Minuten, die abschnürende Binde gelöst, so entsteht mit dem Einströmen des Blutes eine ausgesprochene Kälteempfindung, die viele Minuten andauert. Ohne Blutabsperrung setzt die Kälteempfindung in dem aus dem Wasser entfernten Arm nach einer Pause von 1 Minute ein.

Ebbecke verwertet diesen und andere Versuche zur Aufstellung einer eigenartigen Theorie des Temperatursinnes. Seine Beobachtung kann ich mit einem Vorbehalt bezüglich der Zeitdauer bestätigen, ohne seine Schlußfolgerungen zu teilen. Die Kälteempfindung entsteht dadurch, daß der Blutstrom auf einen von der adäquaten Erregung herrührenden Reizzustand der Kältenerven steigernd einwirkt. Die Ergebnisse der am anämisierten Finger angestellten Versuche konnten wir, wie auch Gertz, nicht vollständig bestätigen. Im übrigen lassen sich die am blutleeren Finger in verschiedener Umgebungstemperatur nach Wiederherstellung des Blutumlaufes auftretenden Temperaturempfindungen durchweg zwanglos ohne die Ebbeckesche Theorie erklären. Es handelt sich teils um die Wirkung der Blutwärme als solcher, teils um paradoxe Reizung, teils um Verstärkung nachklingender Erregungszustände [Goldscheider und Hahn[3])].

Die Dualität des Temperatursinns ist nicht im Sinne eines getrennten Kälte- und Wärmesinns zu verstehen, vielmehr ist derselbe ein einheitlicher Sinn, der über zwei Qualitäten verfügt.

Für das Verständnis der sukzessiven Kontrasterscheinungen ist nicht ohne Bedeutung der Simultankontrast. v. Tschermak brachte folgende Vorrichtung mit der Haut in Berührung: In einer ringförmigen zylindrischen Hülse befindet sich eine zweite, die als Taster dient, während die erstere als Temperator benutzt wird. Sie wird mit Wasser und Öl gefüllt und erwärmt oder abgekühlt, während der Tasterhülse die Indifferenztemperatur gegeben wird. Im abgekühlten Ring wird der Taster nunmehr warm, im erwärmten kühl empfunden.

---

[1]) Goldscheider: Arch. f. d. Psychiatrie Bd. 18. Jg. 3. 1887.
[2]) Ebbecke: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 169. 1917.
[3]) Goldscheider u. Hahn: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 206, S. 337. 1924.

c) Temperatursinn und Nervenregeneration.

Head[1]) machte Mitteilungen über eigentümliche Sensibilitätsphänomene bei der Regeneration sensibler Nerven, von denen hier nur die den Temperatursinn betreffenden behandelt werden sollen. Der Selbstversuch des genannten Forschers bestand in einer Excision aus dem Ramus superficialis des N. radialis und einer Durchschneidung des N. cutaneus antibrachii lateralis. Bei der Regeneration kehrte die Sensibilität in verschiedenen zeitlichen Phasen zurück, was Head veranlaßte, zwei anatomisch getrennte Systeme derselben anzunehmen, das der protopathischen und das der epikritischen Sensibilität, von denen das erstere sich zunächst, das letztere später zurückbildete. Im Zustand der protopathischen Sensibilität reagierten die Wärmepunkte nur auf Reize von 37° aufwärts, die Kältepunkte nur auf Reize von 26° abwärts. Die ausgelösten Temperaturempfindungen waren sehr diffus und wurden subjektiv nach einem entfernten Gebiet verlegt. Die Kälteempfindung entstand nicht sofort, sondern erst nach einem kurzen Zeitintervall und schwoll allmählich an, bis sie einen unangenehmen Grad erreichte. In auffälliger Weise machte sich die paradoxe Kälteempfindung bemerkbar, sobald Kältepunkte von einem Wärmereiz oberhalb 44° getroffen wurden. Endlich fehlte das Vermögen der Adaptation. Bei der Entwicklung der epikritischen Sensibilität kehrte das Vermögen auf Temperaturreize zwischen 26 und 37° zu reagieren zurück, während sich zugleich die Diffusion und Irradiation der Empfindung verminderte. Dabei nahm die Anzahl der Temperaturpunkte nicht zu; wohl aber wurden die zwischen denselben gelegenen Räume für thermische Flächenreize empfindlich, und zwar mit einer feineren Schwelle als die Punkte selbst. Durch starke Abkühlung konnte die Hand vorübergehend wieder in den der ersten Etappe angehörigen unvollkommenen Zustand der Temperaturempfindlichkeit zurückversetzt werden. Head stellt auf, daß die Haut mit zwei thermischen Apparaten versehen sei; der eine reagiert auf punktförmige Reize und besitzt eine hohe Reizschwelle; der andere reagiert auf Flächenreize und auf Temperaturen zwischen 26 und 37°, falls dieselben auf ein Feld von einer gewissen Ausdehnung wirken. Dieser zweite Apparat besitzt die Fähigkeit der Adaptation, die dem ersteren abgeht. Die Glans penis soll nur protopathisch innerviert sein.

Die Nervendurchschneidungsversuche wurden von Trotter und Davies[2]), die sich selbst gegenseitig zum Gegenstand der Beobachtung machten (7 Hautnervendurchschneidungen), wiederholt. Sie gelangten nur zum Teil zu einer Bestätigung der Befunde von Head, dessen Lehre von der protopathischen und epikritischen Sensibilität sie kritisierten. In der Zeit, wo nur die protopathische Sensibilität hätte zur Verfügung stehen sollen, wurden Temperaturreize unter 20° und über 40° nicht unterschieden und erschienen alle Temperaturempfindungen stark abgeschwächt; es bestand somit eine allgemeine Herabsetzung der Temperaturempfindlichkeit, welche auch das Fehlen der Adaptation verständlich machte. Daß außerhalb der Temperaturpunkte in der Haut noch ein zweiter thermischer Aufnahmeapparat bestehe, ist ein Irrtum. Die Glans penis besitzt eine nur wenig differenzierte Sensibilität, die aber doch nicht dem entspricht, was Head als protopathische Sensibilität bezeichnet (Goldscheider). Die Hyperalgesie, Irradiation und Verlegung der Empfindungen wurden von Trotter und Davies bestätigt und von peripherischen Bedingungen (Überempfindlichkeit der regenerierenden Nervenfasern usw.) in nicht ganz klarer

[1]) Head u. Rivers: Brain Bd. 31, S. 323. 1908. 26. Kongreß f. inn. Med. 1909.
[2]) Trotter u. Davies: Journ. of physiol. Bd. 38. 1909.

Weise abgeleitet. Gegen die Headsche Lehre haben sich v. Frey[1]), Hacker[2]), Goldscheider[3]) u. a. ausgesprochen. Die protopathische Sensibilität dürfte nicht einem besonderen Nervenleitungssystem angehören, sondern einer Entwicklungsstufe der Nerven entsprechen, bei welcher ihre Funktion eine unvollkommene Ausbildung und Differenzierung zeigt.

Eine der Headschen nachgebildete Theorie ist die von Byrne[4]). Das protopathische oder, wie er es nennt, affektive System leitet nur Schmerzempfindungen zu, während alle der Perzeption der Außenwelt dienenden Empfindungen dem kritischen System angehören. Das affektive System stellt sich bei der Regeneration nach peripherischen Nervenverletzungen zuerst wieder her. Beide Systeme stehen sich antagonistisch hemmend gegenüber, daher Neigung des isolierten affektiven Systems zur Überreaktion usw.

IV. Pathologie des Temperatursinns.

Krankhafte Störungen des Temperatursinns kommen als Herabsetzung, Aufhebung und Steigerung desselben vor. Dabei sind meist beide Qualitäten in gleicher Weise, unter Umständen aber auch die eine oder die andere vorwiegend, in seltenen Fällen isoliert betroffen.

Die *Herabsetzung der Temperaturempfindlichkeit* findet sich als Teilerscheinung einer auch die übrigen Hautsinnesnerven betreffenden Störung bei Schädigungen der Haut, welche mit einer Zerstörung der sensiblen Nerven oder ihrer Endigungen einhergehen, wie Narben nach Verbrennung, Geschwüren, Verletzungen, ferner bei peripherischen und zentralen nervösen Erkrankungen.

Die Temperatursinnstörung entspricht in ihrem Ausmaß gewöhnlich der Störung der übrigen Sensibilität. Unter bestimmten Bedingungen jedoch kommt es zu einer partiellen Empfindungslähmung (Puchelt)[5]) für Temperatursinn und Schmerz bei Erhaltensein des Drucksinns. Die Hypästhesie des Temperatursinns äußert sich darin, daß die Schwelle erhöht, die Unterschiedsempfindlichkeit herabgesetzt ist und daß selbst starke Temperaturreize eine gegen die Norm abgeschwächte Empfindung hervorbringen. Außerdem kann es zu einer „extensiven Einschränkung" kommen, die sich darin äußert, daß die Empfindlichkeit auf die physiologisch maximal empfindlichen Stellen beschränkt ist.

Über eine gewisse Unabhängigkeit der Temperatursinnstörung von der Lähmung des Tastsinns wurde in früherer Zeit außer von Puchelt von O. Berger[6]) und Landois und Mosler[7]) berichtet (cerebrale Herderkrankung, Apoplexia sanguinea, Tabes dorsalis). Auch E. H. Weber[8]) erwähnt einen Fall von Hemiplegie mit partieller Empfindungslähmung.

Später wurde beobachtet, daß sich partielle Empfindungslähmung für Temperaturreize besonders bei Hinterhorn- sowie Vorderseitenstrangaffektionen findet, daher bei Syringomyelie, Brown-Séquardscher Lähmung, Hämatomyelie, Myelitis, Rückenmarkstumor, Syphilis und Tuberkulose des Rückenmarks, Kompression desselben, multipler Sklerose, Pachymeningitis cervicalis hypertrophica, ferner Nervenlepra, Neuritis. Die Thermoanästhesie ist sehr häufig,

---

[1]) v. Frey: Zeitschr. f. Biol. Bd. 63. 1914.
[2]) Hacker: Zeitschr. f. Biol. Bd. 61. 1913.
[3]) Goldscheider: Med. Klinik 1911, S. 8; Zeitschr. f. klin. Med. Bd. 74, H. 3 u. 4. 1911.
[4]) Byrne: Journ. of nerv. a. ment. dis. Bd. 57. 1923.
[5]) Puchelt: Med. Ann. Heidelberg Bd. 10, S. 485. 1844.
[6]) Berger, O.: Wien. med. Wochenschr. 1872.
[7]) Landois u. Mosler: Berlin. klin. Wochenschr. 1868.
[8]) Weber, E. H.: Tastsinn und Gemeingefühl. Handb. d. Physiol. von Wagner Bd. III, S. 520. Auch als Sonderabdruck.

so besonders bei Syringomyelie, Brown-Séquard, Hämatomyelie mit Analgesie verbunden. Sehr häufig findet sich unter diesen Umständen, falls die betreffende Empfindung nicht ganz erloschen ist, eine Verspätung der Temperatur- oder Schmerzempfindung oder beider.

Bei Erkrankung der weißen Stränge des Rückenmarks ist Temperatur- und Schmerzempfindung gewöhnlich gemeinschaftlich betroffen; einzelne Ausnahmen kommen vor. Cerebrale Läsionen können gleichfalls, freilich viel seltener, zu vorwiegender, wenn auch nicht zu isolierter Thermanästhesie führen (Kapselerkrankung).

Vereinzelt ist bei Syringomyelie, Rückenmarkstrauma, Hämatomyelie, Brown-Séquard, Tabes, auch bei Neuritis (?) isolierter Verlust der Kälte- oder Wärmeempfindlichkeit beobachtet worden, und zwar isolierte Wärmeanästhesie häufiger als Kälteanästhesie. Ferner können bei vorhandener Herabsetzung des Temperatursinns die beiden Qualitäten in ungleicher Weise betroffen sein. Auch bei cerebralen Herden ist ganz vereinzelt Dissoziation zwischen Kälte- und Wärmeempfindung beschrieben worden sowohl mit vorzugsweisem Betroffensein der Wärme- wie der Kälteempfindung (Ferenczi, Schaffer, Lewandowsky). In Schaffers Fall bestand neben Verlust der Wärmeempfindung Hyperalgesie für Kältereize.

Die Schmerzempfindung ist sehr häufig mitbeteiligt oder wenigstens stärker betroffen als die Druckempfindung. Letztere kann ganz frei sein, zeigt aber bei genauerer Untersuchung öfter, als man früher annahm, leichte Störungen (Syringomyelie usw.). Ein Fall von wechselständiger Lähmung für Kälte- und Schmerzempfindung (rechte Kopf- und linke Körperhälfte) bei erhaltener Wärmeempfindlichkeit, subjektiver Wärmeempfindung und Wärmeüberempfindlichkeit im gelähmten Gebiet wurde von E. Mai[1]) beobachtet.

Bei Querschnittserkrankung des Rückenmarks findet es sich, daß die Grenzen der Kälte- und Wärmelähmung nicht übereinstimmen. Nach Piltz[2]) liegt meist die Grenze der Analgesie zwischen derjenigen der Kälteanästhesie (unten) und der Wärmeanästhesie (oben).

Im Gebiet der herabgesetzten Temperaturempfindung ist auch die Unterschiedsempfindlichkeit für Temperaturen beeinträchtigt und kommt Verspätung der Temperaturempfindung vor.

Subjektive Empfindungen von Kälte, Wärme, Hitze kommen als Teilerscheinung allgemeiner Parästhesien bei den verschiedensten nervösen Erkrankungen vor (Tabes, Myelitis, Hemiplegie, Syringomyelie u. a. m.). Auch isolierte subjektive Kälte- und Wärmeempfindungen oder Mischungen bzw. Wechsel beider sowie Hitzeempfindungen (Tumor cerebri der hinteren Zentralwindung und des Scheitellappens, Bulbäraffektion, Tabes, Myelitis, Syringomyelie). Lewandowsky sah bei einem Fall von Hirntumor Anfälle von intensiver Kälteempfindung über den ganzen Körper hin. Mit diesen Empfindungen ist gewöhnlich eine *Hyperästhesie* für die bezüglichen Reize verbunden; eine solche kann einseitig für Kälte- oder Wärmereize vorhanden sein. In vielen Fällen dieser Art liegt nur eine Hyperalgesie für Kälte- und Wärmereize vor. Die Hyperalgesie kann mit einer Herabsetzung der Temperaturempfindung selbst verbunden sein, was an physiologische Vorkommnisse erinnert. So kommt bei Tabes, Syringomyelie, Herden der inneren Kapsel, peripherischen Erkrankungen Hyperalgesie gegen Kältereize, evtl. bei Mangel oder Herabsetzung der Kälteempfindung selbst, vor.

[1]) Mai, E.: Arch. f. Psychiatrie. Bd. 38. S. 182. 1904.
[2]) Piltz: Arch. f. Psychiatrie. Bd. 41, S. 951. 1906.

In milderer Form erscheint die Kältehyperalgesie so, daß Kältereize auffallend unangenehm empfunden werden. Wärmehyperalgesie scheint seltener vorzukommen.

Nach SCHILDER[1]) sind die Fälle von sog. Kältehyperästhesie vielfach in Wirklichkeit Hyperalgesien. Es ließ sich nachweisen, daß die Kältepunkte als solche nicht überempfindlich waren, wohl aber die Schmerzpunkte gegen Kältereize. Echte pathologische Hyperästhesien der Temperaturnerven kommen immerhin vor, jedoch fehlt es noch an genaueren Feststellungen. Bei einem Falle von Tabes sah KNAUER[2]) Kältehyperästhesie bei aufgehobener Druck- und Schmerzempfindlichkeit; Druck, faradische und Wärmereize wurden als kalt empfunden.

Bei artefiziell (mittels einer Hautklemme) erzeugter Hyperalgesie ist der Kälte- und Wärmeschmerz gesteigert [GOLDSCHEIDER[3])].

Als *perverse Temperaturempfindung* bezeichnete STRÜMPELL[4]) das Vorkommnis bei zentralen Nervenerkrankungen, daß die Kranken beim Berühren der kälteunempfindlichen Haut eine Wärmeempfindung angaben oder daß, was viel seltener sei, auf Wärmereize mit Kälteempfindung reagiert wird. Er beschrieb genauer zwei derartige Fälle (Bulbärlähmung und Tabes). Seine Beobachtungen wurden von H. SCHLESINGER u. a. bestätigt (Bulbärlähmung, Syringomyelie).

Bei solchen Feststellungen an Kranken ist an eine Fehlerquelle zu denken, welche darin besteht, daß manche Personen eine nicht kalte Empfindung als warm bezeichnen; auch ist es tatsächlich zuweilen nicht ganz leicht zu unterscheiden, ob bei der Berührung an einer durch Cocain, Abkühlung oder sonstige Einflüsse temperaturunempfindlichen Stelle eine bloße Druck- oder gleichzeitig eine sehr schwache Wärmeempfindung vorhanden ist[5]). Ein von mir beobachteter Arzt mit isolierter Temperatursinnstörung für beide Qualitäten gab die Berührung mit einer Flasche mit kaltem Wasser als warm an.

Die perverse Temperaturempfindung ist sicherlich in der Hauptsache eine paradoxe, die dann besonders hervortritt, wenn die Qualität, für welche der betreffende Reiz der adäquate ist, herabgesetzt oder aufgehoben ist, wozu noch eine erhöhte Erregbarkeit der Nerven der anderen Qualität kommen kann; so bestand bei dem einen STRÜMPELLschen Fall sowie bei den MÜLLERschen Fällen[6]) anscheinend eine erhöhte Erregbarkeit der Wärmenerven. ALRUTZ[7]) läßt nur solche Fälle als pathologisch pervers gelten, bei denen Kälte als Wärme und Wärme als Kälte empfunden wird. Solche Fälle sind vereinzelt mitgeteilt, aber doch meist nicht hinreichend genau untersucht worden. Dies gilt für die Fälle von STEIN[8]) und SCHLESINGER[9]). Bei KNAUERS[2]) Fall von Tabes erzeugten an einer Hautzone Reize von 0—30° Wärme-, Reize über 39° Kälteempfindung, während solche von 30—39° indifferent waren. Es sind auch einige Fälle von Kälteanästhesie ohne perverse Wärmeempfindung mitgeteilt worden[10]). Wahrscheinlich ist zur Hervorrufung des Phänomens noch eine gesteigerte Erregbarkeit der in Frage kommenden Temperaturnerven erforderlich.

---

[1]) SCHILDER: Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie Bd. 14, H. 4/5. 1913.
[2]) KNAUER: Münch. med. Wochenschr. 1908, S. 1916.
[3]) GOLDSCHEIDER, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 165. 1916.
[4]) STRÜMPELL: Dtsch. Arch. f. klin. Med. Bd. 28. 1881.
[5]) Vgl. auch TROTTER u. DAVIES: Journ. of physiol. Bd. 38. 1909.
[6]) MÜLLER: Dtsch. Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. 31, S. 452. 1906.
[7]) ALRUTZ: Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 18. S. 166. 1906.
[8]) STEIN: Neurol. Zentralbl. Bd. 12. 1893.
[9]) SCHLESINGER: Die Syringomyelie. Wien 1902.
[10]) HERZEN: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 38. 1885. — HEAD u. THOMPSON: Brain Bd. 24. 1906.

Zu diesem Schluß kommt auch Schilder[1]), der einen sehr genau untersuchten Fall von perverser Wärme- und Hitzeempfindung (Syringomyelie) mitteilt, bei welchem noch Kältepunkte nachweisbar waren. In den betreffenden Hautgebieten wurden bei intakter Druck-, Schmerz- und Wärmeempfindlichkeit durch Kältereize Wärme- und Hitzeempfindungen ausgelöst; es kam dabei vor, daß sowohl bei punktförmiger Kältereizung an Kältepunkten sowie bei Flächenreizen zunächst eine Kälteempfindung auftrat, die von Wärme- oder Hitzeempfindung gefolgt war.

Das sog. innere Frösteln geht von der Haut aus, es handelt sich um einen Komplex von Kälte- und Muskelempfindungen, welcher auch bezüglich der Kälte irrtümlich nach innen verlegt wird; bei dieser Lokalisationstäuschung wirken Irradiation, Miterregung von Nerven der Tiefensensibilität und Fehlen von sensiblen Merkmalen der Hautoberfläche zusammen.

---

[1]) Schilder: Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie Bd. 14, H. 4/5. 1913.

II. Die durch Temperaturunterschiede hervorgerufenen Bewegungen bei Pflanzen.

Von

Hermann Sierp

München.

Zusammenfassende Darstellungen.

Jost-Benecke: Pflanzenphysiologie. 4. Aufl. Bd. II. S. 332 ff. 1923. — Pfeffer, W.: Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Bd. II. 1904. — Collander, Runar: Untersuchungen über den Thermotropismus der Pflanzen. Oefersigt af finska vetenskaps-societeten förhandl. Bd. 61, Afd. A, Nr. 11. 1918/19.

Wie durch viele äußere Faktoren, so kann auch durch eine Temperaturdifferenz bei den Pflanzen eine Bewegung ausgelöst werden. Wenn es sich um festgewachsene Pflanzen resp. Pflanzenteile handelt, so kann diese Bewegung so erfolgen, daß sie in ganz bestimmter Richtung zu dem Wärmegefälle steht, sie kann beispielsweise genau in die Richtung dieses fallen und wird zumeist der wärmeren Seite zu oder von ihr abgewandt sein. Solche Orientierungsbewegungen, die eine ganz bestimmte Richtung zu der Wärmequelle einnehmen, nennen wir *thermotropistische* und den Vorgang selbst den *Thermotropismus*. Wenn dagegen die Wärme, die die Bewegungen auslöst, nicht bestimmt gerichtet ist, oder wenn die Bewegungserscheinung keine bestimmte Beziehung zur Richtung des Reizes zeigt, dann haben wir es mit *Thermonastie* resp. mit *thermonastischen Bewegungen* zu tun. Außer diesen beiden Krümmungsbewegungen, die wir bei festgewachsenen Pflanzen bzw. Pflanzenteilen beobachten, müssen wir noch die durch Wärmegefälle verursachten Bewegungen nennen, die von freibeweglichen pflanzlichen Organismen resp. Pflanzenteilen ausgeführt werden. Wir bezeichnen solche durch eine Temperaturdifferenz ausgelöste, gerichtete Bewegungen *Thermotaxien*.

Hier in dieser Abhandlung haben wir es nur mit der ersten und letzten Art, mit dem Thermotropismus und der Thermotaxis zu tun; denn die thermonastischen Bewegungen werden unter dem Artikel „Die Schlafbewegungen bei den Pflanzen“ ihre Erledigung finden.

I. Der Thermotropismus der Pflanzen.

A. Umgrenzung des Begriffs Thermotropismus.

Die Bewegungen, die uns zuerst beschäftigen, sind Krümmungen, die durch ungleiche Temperatur antagonistischer Flanken verursacht werden. Ein Wärmegefälle kann nun aber auf doppelte Art entstehen, einmal durch geleitete Wärme und dann durch Wärmestrahlung, durch die strahlende Energie des ultraroten

Lichtes, durch die dunklen Wärmestrahlen. Hier erhebt sich gleich die Frage, wie die durch Wärmestrahlung verursachten tropistischen Bewegungen von den durch das Licht hervorgerufenen, den sog. phototropischen abzugrenzen sind, und ferner, ob die durch geleitete oder strahlende Wärme verursachten Orientierungskrümmungen als eine einzige oder als zwei verschiedene Arten von Tropismen aufzufassen sind. Zu diesen Fragen hat kürzlich Collander[1]) in durchaus zutreffender Weise Stellung genommen. Er weist darauf hin, daß wir Fälle kennen, wo ein und dasselbe Agens zwei deutlich zu unterscheidende tropistische Reizungen bewirkt. So kann z. B. ein gelöster Stoff gleichzeitig chemotropisch und osmotropisch wirken, ebenso können auch Strahlen, die untereinander wenig oder gar nicht verschieden sind, teilweise in Wärme umgewandelt werden, teilweise photochemisch absorbiert werden. Durch den ersten Vorgang würde eine thermotropische Krümmung, durch den zweiten eine phototropische ausgelöst werden. Es ist also ohne weiteres nicht klar, ob eine thermotropische oder eine phototropische Krümmung vorliegt. Läßt sich bei einer von einer solchen Strahlung induzierten Krümmung zeigen, daß sie von der Wärmewirkung, d. h. von dem Energieinhalt, nicht dagegen von der Qualität, d. h. der Wellenlänge der Strahlung abhängt, so liegt eine thermotropische vor. Einen solchen Nachweis zu liefern, dürfte nicht leicht sein, ja, es dürfte theoretisch fast ausgeschlossen sein, an irgendeiner Stelle des Spektrums eine scharfe Grenze zwischen thermotropisch und phototropisch wirksamen Strahlen zu ziehen. In der Praxis spielen diese Überlegungen allerdings keine allzu große Rolle. Hier wird man nach Collander als ein genügendes Kriterium für die thermotropische Natur eine Orientierungsbewegung gelten lassen, wenn sich von ihr zeigen läßt, daß sie durch Strahlung eines nicht über ein paar hundert Grad erhitzten Körpers ausgelöst wird; denn phototropische Reaktionen, die durch eine so langwellige Strahlung verursacht wären, sind bisher nicht bekanntgeworden.

Die zweite Frage, ob ein Unterschied zwischen geleiteter und strahlender Wärme gemacht werden muß, erledigt sich nach dem Gesagten von selbst. Es gibt nur eine Art von Wärmewirkung und darum auch nur eine Art von Krümmungen, die durch ein Wärmegefälle erzeugt werden. Ob die Temperaturdifferenz durch geleitete oder durch strahlende Wärme erzeugt wird, ist für die Pflanze ganz gleichgültig. Caloritropische Krümmungen, wie af Klerker[2]) die durch geleitete Wärme erzeugten Krümmungen nannte, gibt es nicht, es gibt nur thermotropische, die eben alle Krümmungen umfassen, die durch ein Wärmegefälle verursacht werden.

B. Die Methoden zum Studium des Thermotropismus.

Am besten zum Studium geeignet und darum auch am häufigsten untersucht sind die Keimwurzeln, und zwar von solchen Pflanzen, deren Wurzel eine gewisse Dicke besitzt, wie die der Erbse, Lupine, Sonnenblume und ähnlicher. Zur Untersuchung dieser benutzt man einen länglichen rechteckigen Kasten aus irgendeinem Blech verfertigt, der durch zwei gegen die Längswände senkrecht gestellte Scheidewände in drei Abteilungen geteilt ist. In die beiden äußeren kommt Wasser von verschiedener Temperatur, in das eine Fach kaltes und in das andere warmes Wasser. Beide Abteilungen werden in geeigneter Weise auf einer bestimmten Temperatur gehalten. In das mittlere Fach, das von den beiden äußeren eingerahmt wird, kommt Sägemehl, Kieselgur oder eine andere geeignete Substanz und hat die Aufgabe, die Keimwurzeln, wenn sie eine bestimmte Länge erreicht haben, aufzunehmen. In diesem Gefäß stellt sich durch die verschiedenen Temperaturen der beiden Randkästen das gewünschte Wärmegefälle nach einer gewissen Zeit ein. Es kann durch eine verschieden

[1]) Collander, Runar: Untersuchungen über den Thermotropismus. Oefersigt af finska ventenskaps-societetens förhandl. Bd. 61, Afd. A, S. 8 ff. 1918/19.

[2]) af Klerker, J.: Über caloritropische Erscheinungen bei einigen Keimwurzeln. Öfversikt vetensk. akad. förhandl. Bd. 48. 1891.

hohe Temperatur der beiden einrahmenden Abteilungen verschieden stark gewählt werden. Man ordnet die Keimwurzeln in Reihen an, aber nicht in geraden, sondern in gebogenen, weil die Linien gleicher Temperatur bei diesem Apparat nicht geradlinig, sondern gebogen verlaufen. Der Erfolg der Reizung läßt sich in der Weise feststellen, daß man die Keimwurzeln, wenn sie eine Zeitlang dem Gefälle ausgesetzt waren, aus dem Sägemehl heraushebt und die inzwischen eingetretene Krümmung in Bogengraden mißt.

Bei dem Studium der thermotropischen Verhältnisse der Sprosse ist die bisher verwandte Versuchsanordnung eine einfachere. Zumeist bedient man sich bei diesen einer in den Handel kommenden elektrischen Heizplatte, die auf ungefähr 300° erhitzt und in entsprechender Entfernung von der Versuchspflanze aufgestellt wird. Zur Ablesung der Temperaturen genügen hier, wie auch bei der obigen Versuchsanordnung, Thermometer. Empfindliche Instrumente zu benutzen ist nicht notwendig, weil die Pflanze auf ein schwaches Wärmegefälle gar nicht reagiert.

Um den Einfluß von gleitender Wärme zu untersuchen, hat Collander[1]) bei seinen diesbezüglichen Versuchen folgende Anordnung gewählt. Er stellte sich zwei Agar-Gelatine-Gallertschichten (4 g Agar-Agar, 10 g Gelatine und 200 g Wasser) her, indem er auf zwei Wände von Zinn Agar-Gelatine im erwärmten Zustande ausgoß und diese, damit sie sich mit Sauerstoff füllten, an einem kühlen Orte 12 Stunden lang in frisches Wasser legte. Die zu untersuchenden Keimlinge wurden zwischen diesen beiden Platten eingeklemmt und an den beiden freien Flächen in geeigneter Weise zwei verschiedene Temperaturen erzeugt, so daß die zwischen die Gallerte geklemmten Pflanzen einem Temperaturgefälle ausgesetzt waren.

C. Die thermotropische Reaktion der Keimwurzel.

Wir wollen Keimwurzeln der Erbse, wenn sie eine Länge von 15—20 cm haben, in den mittleren oben beschriebenen Kasten einem Temperaturgefälle aussetzen. Der Temperaturabfall soll 6° pro Zentimeter betragen. Die nach der warmen Seite hin erfolgenden Krümmungen nennen wir positive und die nach der kälteren Wand eintretenden negative. Keimwurzeln, die verschieden lange Zeit dem Temperaturgefälle ausgesetzt waren, zeigten die folgenden in der Tabelle 1 zusammengestellten Krümmungen. Die Zahlen geben den Durchschnittswert der Pflanzen der einzelnen Reihen, die so angeordnet sind, daß in ihnen Temperaturen herrschen, die sich von den benachbarten Reihen um je 5° unterscheiden.

Tabelle 1.

	Temperatur					
	10—15°	15—20°	20—25°	25—30°	30—35°	35—40°
$^1/_2$ Stunde	— 0,3	— 0,8	— 2,3	— 1,6	— 8,4	— 19,8
1 Stunde	— 2,3	— 5,4	— 2,7	— 2,4	— 4,5	— 18,8
2 Stunden	— 2,6	+ 1,4	+ 5,7	+ 10,5	+ 14,9	— 7,1
3 Stunden	+ 2,3	+ 2,0	+ 9,5	+ 11,7	— 40,8	— 48,8

Eine halbe Stunde nach Versuchsbeginn ist in allen Versuchen eine Krümmung und zwar eine solche, die nach der kalten Wand gerichtet ist, festzustellen. Diese negative Reaktion ist nach einer weiteren halben Stunde stärker geworden. Bei den höheren Temperaturen hat dagegen die Reaktion etwas abgenommen. Lassen wir den Versuch länger als eine Stunde dauern, so beobachtet man allgemein, daß die zunächst eintretende negative Reaktion von einer entgegenwirkenden verdrängt wird. Die Werte sind nach 2 Stunden, abgesehen von dem ersten und letzten Temperaturintervall, positiv geworden, und zwar im Werte um so höher, je höher die Temperatur des betreffenden Intervalls war. Nach 3 Stunden ist das gleiche zu sehen; das erste Intervall hat nun auch einen positiven Wert, dagegen zeigt jetzt auch außer dem letzten das vorletzte einen negativen Wert. Bei den höchsten Temperaturen ist allem Anschein nach noch etwas Weiteres hinzugekommen. Hier sucht eine durchgreifende negative Krüm-

[1]) Collander, Runar: Zitiert auf S. 166.

mung die auch hier an dem Sinken der negativen Werte zu sehende positive Krümmung wieder zu verdrängen.

Die Zeit der zweiten, nach der Wärmequelle hingerichteten Krümmung kann sich unter anderen Versuchsbedingungen weiter verzögern. So fand Sierp[1]), daß beispielsweise dann schon, wenn die zum Versuch verwandten Keimwurzeln etwas länger waren wie die im vorigen Versuch gebrauchten, die Krümmungen zeitlich weiter hinausgeschoben waren. In diesem Falle sind 2 Stunden nach Versuchsbeginn alle Krümmungen noch negativ. Zu dem gleichen Ergebnis ist auch Treitel[2]) bei seinen Untersuchungen über den Thermotropismus der Keimwurzeln von Lupinus albus gelangt, der nach einer $^1/_2$stündigen Einwirkungszeit eines bestimmten Temperaturgefälles bei einer Länge von 1,9 bis 2,2 cm eine negative Krümmung von 2,6°, bei einer Länge von 2,1—2,4 cm eine solche von 4,3° und bei einer Länge von 2,8—3,5 cm eine Krümmung von 9,6° fand.

Alle Versuche, in denen Keimwurzeln einem Temperaturgefälle ausgesetzt waren, haben, wenn man von den hohen Temperaturen absieht, übereinstimmend das eine ergeben: Zunächst tritt eine negative, d. h. eine von der Wärmequelle abgewandte Krümmung ein, später wird diese aber dann durch eine nach der entgegengesetzten Seite gerichtete Krümmung abgelöst.

Die Krümmungen treten deutlich ein bei einem Temperaturgefälle von 5° pro Zentimeter, sie sind aber auch noch bei einem solchen von 2° wahrnehmbar, während sie bei einem Gefälle von nur 1° pro Zentimeter undeutlich sind. Dies besagt, daß die Erbsenwurzeln noch einen Unterschied von 0,2° vorn und hinten wahrzunehmen vermögen.

Die zunächst auftretenden negativen Krümmungen zeigen im Gegensatz zu den später eintretenden positiven keine Nachwirkung. Wenn man also die Wurzel eine Zeitlang gereizt hat und beseitigt das Temperaturgefälle, oder man nimmt sie einfach aus dem Sägemehl heraus, so geht die Krümmung im Gegensatz zu den meisten anderen tropistischen Erscheinungen nicht weiter. Eine Präsentationszeit ist deshalb auch bei diesen thermotropischen Krümmungen nicht nachzuweisen und ebensowenig auch ein Reizmengengesetz. Auch der Wurzelspitze fällt hier nicht die Bedeutung zu, welche sie sonst bei den tropistischen Krümmungen der Wurzel spielt, die Reaktionen sind hier auch dann noch deutlich, wenn die Wurzelspitze ganz beseitigt wird.

In dem obigen, in der Tabelle wiedergegebenen Versuch ist die Reaktion nach einer halben Stunde zum ersten Male festgestellt. Die Reaktionszeit liegt bei der Erbse aber sehr viel früher, schon nach 5 Minuten; sicher sind nach einer viertel Stunde die negativen Krümmungen deutlich wahrzunehmen. Bei 24 Keimwurzeln fand Sierp[1]) bei einer Temperatur von 25—30° nach einer viertel Stunde eine durchschnittliche Krümmung von −13,8°. Treitel[2]) findet bei 20° und einem Temperaturgefälle von 5° pro Zentimeter eine Reaktionszeit von nur 5 Minuten.

Werden Keimwurzeln einem Temperaturgefälle ausgesetzt, so treten, wie wir gesehen haben, Krümmungen auf. Wir müssen aber vorsichtig sein und uns fragen, ob diese Krümmungen auch wirklich, wie wir dies bisher stillschweigend angenommen haben, thermotropische sind. Hierüber gehen die Ansichten auseinander. Collander[3]), der sich in jüngster Zeit am eingehendsten mit dem Problem

[1]) Sierp, H.: Über den Thermotropismus der Keimwurzeln von Pisum sativum. Ber. d. dtsch. botan. Ges. Bd. 37, S. 502. 1919.

[2]) Treitel, O.: Thermotropismus bei Wurzeln. Botan. Arch. Bd. 7, S. 375. 1924.

[3]) Collander, R.: Zitiert auf S. 166; siehe außerdem: Derselbe: Der Reizanlaß bei den thermotropischen Reaktionen der Wurzeln. Ber. d. dtsch. botan. Ges. Bd. 39, S. 120. 1920.

des Thermotropismus beschäftigt hat, will sowohl in den zuerst auftretenden negativen als auch in den später erfolgenden positiven Krümmungen thermotropische sehen. Gegen diese Auffassung können Versuche ins Feld geführt werden, welche Hooker[1]) und Sierp[2]) ausführten. Ersterer steckte die Keimwurzeln statt in Sägemehl in eine 1,25 proz. Agargallerte, letzterer in einen ganz flüssigen Sägemehlbrei. In beiden Fällen war das Temperaturgefälle erhalten, aber es war eine Fehlerquelle beseitigt, die in den ersten oben wiedergegebenen Versuchen steckte. Bei einem Temperaturgefälle im angefeuchteten Sägemehl werden auch die Feuchtigkeitsverhältnisse auf der vorderen und hinteren Seite der Keimwurzeln verschiedene. Im Sägemehlbrei sowohl wie in der Agargallerte ist dieser Unterschied aber sicherlich beseitigt, während das Temperaturgefälle erhalten ist. Bei dieser Versuchsanordnung bleiben nun aber die oben gefundenen Krümmungen aus. Daraus hat Hooker den Schluß gezogen, daß es sich bei diesen Krümmungen gar nicht um thermotropische, sondern um hydrotropische handle. Diese Ansicht wird in einer neueren Arbeit von Treitel[3]) auf ihre Richtigkeit weitergeprüft. In dieser Untersuchung wurden die Wurzeln mit einem wasserundurchlässigen Stoff (Olivenöl, Collodium) überzogen, um eine verschieden starke Transpiration auf der vorderen und hinteren Seite, die durch das Wärmegefälle entstehen kann, zu beseitigen. In diesem Falle zeigten die Wurzeln keine Krümmungen. Daraus glaubt auch Treitel den Schluß ziehen zu müssen, daß in den oben beschriebenen Krümmungen keine thermotropischen zu sehen sind. Ob hier Hydrotropismus vorliegt, wie dies Hooker annimmt, wagt er indessen nicht zu sagen und in diesem Zweifel wird er durch die Untersuchungen von Sierp[4]) sehr unterstützt, der den Nachweis erbringt, daß die Keimwurzeln durch das Hineinstecken in Medien wie Sägemehlbrei in ihrer Empfindlichkeit gegenüber äußeren Faktoren so gestört werden, daß man schlecht von ihnen noch eine thermotropische Reaktion erwarten kann.

Außer diesen also bisher nicht geklärten Krümmungen will nun aber Treitel in der eben erwähnten Arbeit den Nachweis erbracht haben, daß es tatsächlich thermotropische Krümmungen bei Wurzeln gibt. Wenn er in das Temperaturgefälle der Sägespäne des mittleren Kastens kleine Gläschen von 1 cm Weite und 5 cm Höhe steckte, die mit Wasser gefüllt waren, so soll in diesen ein Temperaturgefälle vorhanden sein. In sie eingetauchte Wurzeln krümmten sich schon nach einer halben Stunde, und zwar positiv, und nach 5 Stunden hatte diese Krümmung weiter zugenommen. Gegen diese Versuche, durch die das Vorkommen von thermotropischen Krümmungen bewiesen sein soll, hat sich nun aber Sierp in der eben angeführten Arbeit gewandt und gezeigt, daß die hier beobachteten Krümmungen anders zu erklären sind und nichts mit thermotropischen zu tun haben.

Nach alledem müssen wir heute sagen, daß wir über den Thermotropismus der Keimwurzeln noch nicht so unterrichtet sind, wie dies wünschenswert wäre. Der exakte Beweis, daß die Wurzelkrümmungen, die in einem Temperaturgefälle regelmäßig beobachtet werden, thermotropische sind, ist bis zur Stunde nicht erbracht. Anderseits ist aber auch nicht gezeigt, daß, wie es dargestellt worden ist, hier hydrotropische Krümmungen vorliegen.

---

[1]) Hooker, Henry D. J.: Thermotropism in Roots. Plant world Bd. 17. 1914 und Hydrotropism in Roots of Lupinus albus. Ann. of botany Bd. 29. 1915.

[2]) Sierp, H.: Zitiert auf S. 168.

[3]) Treitel, O.: Zitiert auf S. 168.

[4]) Sierp, H.: Untersuchungen über die in einem Wärmegefälle auftretenden Krümmungen der Keimwurzeln von Pisum sativum. Ber. d. dtsch. botan. Ges. Im Erscheinen.

D. Die thermotropischen Reaktionen bei Sprossen.

Auf etwas sicheren, wenn auch noch lange nicht genügend bearbeiteten Boden begeben wir uns, wenn wir uns nunmehr dem Thermotropismus der Sprosse zuwenden. Werden die Coleoptilen vom Hafer (Avena sativa) oder die Keimsprosse von der Kresse (Lepidium sativum) oder der Sonnenblume (Helianthus annuus), welche Pflanzen bisher untersucht wurden, vor eine angeheizte Platte aufgestellt, so treten bei genügend starker Strahlung schon nach einer halben Stunde Krümmungen auf, die sicher als thermotropische gedeutet werden müssen, weil sie auch dann beobachtet werden, wenn die Keimlinge während des Versuches in Agargelatine eingeschlossen waren, wo ein Unterschied in den Feuchtigkeitsverhältnissen auf der Vorder- und Hinterseite ausgeschlossen ist. Die Temperatur, unter welcher die Keimlinge stehen, muß dabei eine hohe sein, bei einer niederen treten sie nicht auf. Zumeist war, um die Krümmungen deutlich hervortreten zu lassen, eine solche von 35° nötig, bei einer solchen von 30° waren sie schon zweifelhaft und bei 25° blieben sie bereits ganz aus. Für die Stärke der Reaktion sprach vor allem die Lufttemperatur mit, unter der die Keimlinge vor dem Versuche standen. War diese niedrig, so mußten, wie Collander[1]) zeigte, die Keimlinge viel näher an die Heizquelle gestellt werden, damit eine Krümmung eintrat, als wenn sie vorher in einer höheren Temperatur standen.

Solche Feststellungen sind für die Erklärung der Krümmungen von einer gewissen Wichtigkeit. Collander sucht nämlich den Nachweis zu führen, daß die Krümmungen dadurch zustande kommen, daß die Vorder- und Hinterseite des Sprosses mit derjenigen Geschwindigkeit wachsen, mit der sie wachsen würden, wenn die an ihnen herrschenden Temperaturen allseitig auf die Pflanzen einwirken. Es wird also bei diesen Krümmungen, da es sich um ein Hinwenden zur Heizquelle handelt, die dieser zugewandte Seite im Wachstum gegenüber der hinteren gehemmt. Bei diesen hohen Temperaturen, bei welchen allein die Krümmungen beobachtet werden, ist das Optimum des Wachstums bereits überschritten, es wird also die Seite stärker wachsen, die die geringere Temperatur hat, infolgedessen muß hier eine positive Reaktion erfolgen. Collander nennt solche thermotropische, zuerst von van Tieghem beschriebene Krümmungen, die also durch verschiedene Wachstumsgeschwindigkeit der beiden antagonistischen Seiten zustande kommen, „van Tieghemsche Krümmungen". Ob wirklich solche Krümmungen vorliegen, ist mit den bisher gemachten Feststellungen allerdings noch nicht ohne weiteres gesagt. Jost[2]) macht mit Recht darauf aufmerksam, daß diese Deutung doch nicht so ganz sicher ist, denn es ist doch so ganz unverständlich, warum solche Krümmungen nicht bei jeder beliebigen Temperaturdifferenz eintreten; vor allem ist bisher kein Grund bekannt, warum die den positiven entsprechenden, unterhalb des Optimums zu erwartenden negativen Krümmungen ausbleiben. Es gibt allem Anschein nach auch solche negative Krümmungen, die in dieser Weise zu erklären sind. Vöchting[3]) hat uns mit einem solchem Beispiel bekannt gemacht. Er beobachtete, daß die Knospen der sich entfaltenden Blüten von Magnolia, sobald sie in der Sonne standen, sich von Süd nach Nord einstellten. Diese Krümmung erreicht, was ganz in dem obigem Sinne zu deuten ist, den höchsten Grad, wenn im Beginn des Frühlings die Nächte noch kühl sind, die Tage aber infolge kräftiger Strahlung der Sonne warm werden, daß dagegen, wenn später die Nächte eine höhere

[1]) Collander: Zitiert auf S. 166.
[2]) Benecke-Jost: Pflanzenphysiologie. 4. Aufl. Bd. II, S. 335.
[3]) Vöchting: Über den Einfluß der strahlenden Wärme auf die Blütenentfaltung der Magnolia. Ber. d. dtsch. botan. Ges. Bd. 6. 1888.

Temperatur erhalten, die Beugung der Knospe auch dann geringer wird, wenn am Tage selbst eine sehr intensive Strahlung erfolgt. Diese Beobachtungen stehen in bester Übereinstimmung mit den Auffassungen, wie sie für eine VAN TIEGHEMsche Krümmung gefordert werden müssen. Leider sind diese Bewegungen nicht bei Temperaturen untersucht worden, die oberhalb des Optimums liegen, wo wir natürlich entsprechend den oben beschriebenen Fällen eine positive, d. h. eine zur wärmeren Seite hin gewandte Krümmung erwarten müßten. In allen diesen Fragen ist erst eine weitere Klärung notwendig.

VÖCHTING[1]) hat uns noch mit anderen thermotropischen Krümmungen bekannt gemacht. Die Blüten der Anemonen folgen dem Laufe der Sonne. Diese Bewegungen treten, wie VÖCHTING an Anemone stellata zeigt, deshalb ein, weil die Blütenstiele dieser Pflanzen thermotropisch reizbar sind. Sie treten beispielsweise auch dann deutlich hervor, wenn durch Überstülpen mit einem Dunkelsturz die sichtbaren Strahlen der Sonne ausgeschaltet sind und nur die Wärmestrahlen wirken können. Die Krümmungen lassen sich auch dann hervorrufen, wenn man im Laboratorium Pflanzen unter einem Dunkelsturz einseitig mit einer Wärmequelle erwärmt. Es kann danach wohl kein Zweifel bestehen, daß hier thermotropische Krümmungen vorliegen, und sicherlich gibt es noch mehrere Pflanzen, deren Blütenstiele in der gleichen Weise thermotropisch reizbar sind. Wir kennen viele Pflanzen, deren Blüten dem Laufe der Sonne folgen, aber es sind unter diesen auch Fälle bekannt, wo die Bewegung durch das Licht verursacht wird. Im einzelnen müßte eine darauf gerichtete Untersuchung dieses jedesmal entscheiden.

Ein ähnliches Verhalten war von POHL[2]) für den oberen Sproß halbwüchsiger Pflanzen von Linum usitatissimum, unserer Leinpflanze, angegeben worden. Auch diese Pflanze soll unter einem dunklen Rezipienten mit ihrem Gipfel dem Laufe der Sonne folgen. COLLANDER[3]), der die Richtigkeit dieser Angaben prüfte, konnte sie in einer ersten Versuchsreihe nicht bestätigen, während er sie in einer zweiten als zu recht bestehend fand.

Auch bei den Pilzen sollen thermotropische Bewegungen möglich sein. Der so viel gequälte Sporangienträger von Phycomyces nitens ist auch nach dieser Richtung öfters untersucht[4]) worden, aber mit so verschiedenem Erfolg, daß größte Vorsicht bei den positiven Angaben am Platze ist und nichts Sicheres über sein thermotropisches Verhalten ausgesagt werden kann.

Alles in allem müssen wir sagen, daß wir über den Thermotropismus der Pflanzen, so oft er auch untersucht worden ist, doch noch nicht die gewünschte Klarheit besitzen.

II. Thermotaxis bei Pflanzen.

Auch für die durch Temperaturunterschiede hervorgerufenen freien Ortsbewegungen müssen wir die oben für die thermotropistischen Krümmungen vorgenommenen Abgrenzungen vornehmen. Alles oben Gesagte gilt auch hier in der gleichen Weise. Alle Bewegungen, die also durch die Wellenlänge der Strahlung verursacht werden, rechnen wir zu den phototaktischen Bewegungen,

---

[1]) VÖCHTING, A.: Über den Einfluß der Wärme auf die Blütenbewegungen der Anemone stellata. Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 21. 1890.

[2]) POHL, J.: Der Thermotropismus der Leinpflanze. Beih. z. Botan. Zentralbl. Bd. 24, A. 1909.

[3]) COLLANDER: Zitiert auf S. 166.

[4]) S. die Literatur und die negativen Versuche bei COLLANDER: Zitiert auf S. 166. S. 40 ff.

während die von der Wärmewirkung der Strahlung hervorgerufene freie Ortsbewegung zu der thermotaktischen gezählt werden muß.

Es ist bei freibeweglichen Organismen öfters, ohne weiter exakt nachgeprüft worden zu sein, beobachtet worden, daß sie sich zur Wärmequelle hin bewegen. So gibt de Wildeman[1]) an, daß Euglena sowohl im Wasser als im feuchten Sand sich zur wärmeren Seite hin bewegt, also positiv thermotaktisch ist. Ähnliche Beobachtungen wurden gelegentlich auch bei Bakterien gemacht.

Am besten untersucht sind die thermotaktischen Bewegungen des Plasmodiums von Aethalium septicum, des auf der Gerberlohe vorkommenden Myxomyceten, weshalb auf diese etwas eingegangen werden soll. Wir verdanken diese Studie Stahl[2]). In diesen Versuchen wurden zwei gleich große Bechergläser dicht nebeneinander gestellt und bis oben hin mit Wasser gefüllt, dessen Temperatur eine verschiedene war. Die auf ihr thermotaktisches Verhalten zu untersuchenden Plasmodien wurden auf Fließpapierstreifen gezüchtet und diese so auf den Rand der Gläser gelegt, daß die eine Hälfte in das wärmere und die andere in das kältere Wasser tauchte. Die Plasmodien bewegten sich von der kälteren Seite nach der wärmeren hin, waren also positiv thermotaktisch. Später hat dann Wortmann[3]) gezeigt, daß bei einer bestimmten Grenztemperatur die Bewegung sich umdreht. Diese liegt bei 36°. Bei einer ungleichen Erwärmung über diese sind die Plasmodien negativ, unter dieser positiv thermotaktisch, bei einer Erwärmung teils unter, teils über dieser Temperatur treten beide Arten der Thermotaxis gleichzeitig auf, die eine Hälfte des Plasmodiums bewegt sich negativ, die andere positiv, das Plasmodium sucht sich auf der Grenze zwischen kühlerem und wärmerem Wasser zu sammeln.

---

[1]) Wildeman, E. de: Sur le thermotaxisme des Euglènes. Bull. de la soc. belge de microscop. Bd. 20. 1894; Ref. Botan. Zentralbl. Bd. 60, S. 176. 1894.

[2]) Stahl, E.: Zur Biologie der Myxomyceten. Botan. Zeitung Bd. 42, S. 145. 1884.

[3]) Wortmann, J: Der Thermotropismus der Plasmodien von Fuligo varians. (Aethalium septicum o. Aut.) Ber. d. dtsch. botan. Ges. Bd. 3, S. 112. 1885.

III. Thermotaxis und Hydrotaxis bei Tieren.

Von

Konrad Herter

Berlin.

Mit 3 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Baglioni, S.: Die niederen Sinne. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. Bd. IV. Jena 1913. — Buddenbrock, W. v.: Grundriß der vergleichenden Physiologie I. Berlin 1924. — Herter, K.: Tastsinn, Stömungssinn und Temperatursinn der Tiere und die diesen Sinnen zugeordneten Reaktionen. Berlin, im Erscheinen. — Hesse-Doflein: Tierbau und Tierleben. Leipzig 1910/14. — Hesse, R.: Organe des thermischen Sinnes. Handwörterb. d. Naturwiss. Bd. IX. Jena 1913. — Kafka, G.: Einführung in die Tierpsychologie. Bd. I. Leipzig 1914. (Ausführl. Literaturverzeichnis.) — Loeb, J.: Thermotropismus. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. Bd. IV. Jena 1913. — Plate, L.: Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. Bd. II. Jena 1924. — Pütter, A.: Physiologie der Sinnesorgane. Handwörterb. d. Naturwiss. Bd. IX. Jena 1913. — Simroth, H.: Abriß der Biologie der Tiere. Bd. I. Samml. Göschen Nr. 131. 1913. — Verworn, M.: Allgemeine Physiologie. 7. Aufl. Jena 1922.

1. Thermotaxis.

Unter Thermotaxis sind Ortsbewegungsreaktionen frei beweglicher Tiere gegenüber Temperaturreizen zu verstehen (über Thermotropismus, d. h. Wachstumskrümmungen sessiler Tiere als Reaktion auf thermische Reize ist nichts bekannt).

Mendelsohn[1]) hat durch Feststellung der Grenzen, zwischen denen sich Protozoen im Temperaturgefälle ansammeln, das für die einzelnen Formen charakteristische Optimum ermittelt. Für gewöhnlich ist dies für die gleiche Spezies ziemlich konstant, unterscheidet sich aber bei verschiedenen nicht unerheblich [z. B. *Paramaec. aurelia* + 24 bis + 28° und *Pelomyxa palustris* + 28 bis + 30° [Zagorowsky kommt für *Paramaec. sp.* zu etwas anderen Zahlen[2])]. Das Optimum liegt bei Tieren, die warm gehalten werden, um einige Grade höher als bei kühler gewöhnten, und zwar soll die Erhebung des Optimums bei Anpassung an höhere Temperaturen größer sein als die Senkung im umgekehrten Falle. Die Protozoen reagieren erst von einer gewissen Grenze an,

[1]) Mendelsohn, M.: Über den Thermotropismus einzelliger Organismen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 60, S. 1—27. 1895. — Mendelsohn, M.: Recherches sur la thermotaxie des organismes unicell. Journ. de physiol. et de pathol. gén. Bd. 4, S. 393—410. 1902. — Mendelsohn, M.: Recherches sur l'interférence de la thermotaxie avec d'autres tactismes etc. Ebenda S. 475—488. — Mendelsohn, M.: Quelques considérations sur la nature etc. de la thermotaxie. Ebenda S. 489—496.

[2]) Zagorowsky, P.: Die Thermotaxis der Paramäcien. Zeitschr. f. Biol. Bd. 65, S. 1 bis 12. 1914.

die auch für die verschiedenen Formen spezifisch ist, auf Temperaturunterschiede, dann wächst die Feinheit des Unterscheidungsvermögens mit der Annäherung an das Optimum, mit dessen Erreichung sie am größten wird. Nach Mendelsohn tritt dann eine Reaktion auf eine Temperaturdifferenz ein, wenn diese so beschaffen ist, daß die Tiere sie an zwei Punkten ihres Körpers perzipieren können. Das Zustandekommen der thermotaktischen Bewegungen stellt er sich nach dem Tropismenschema vor, das annimmt, daß die Cilien der gereizten Seite durch stärkeren Schlag das Tier in das Reizgefälle hineindrehen. Zu beiden Seiten des Optimums üben sowohl die höheren als auch die niederen Temperaturen einen einseitig stärkeren Reiz aus. Nach Jennings[1]) kommen die thermotaktischen Ansammlungen der Protozoen nach der Versuchs- und Irrtumsmethode zustande, und die Unterschiedsempfindlichkeit kann nicht so fein sein, daß die Tiere Temperaturdifferenzen an verschiedenen Körperstellen perzipieren können, da sie an den Grenzen der relativ breiten optimalen Zone zurückschrecken, an denen viel größere Temperaturunterschiede herrschen. Ferner glaubt Jennings, daß das Vorderende der temperaturempfindlichste Teil des Ciliatenkörpers ist, da die Tiere bei der Bewegung im Temperaturgefälle sich die vor ihrem Vorderende befindlichen Wasserteilchen heranstrudeln und dadurch zuerst die Oralregion bei Annäherung des Tieres an eine Optimumsgrenze durch Wasser von reaktionsauslösender Temperatur getroffen werden muß (Abb. 22). In neuerer Zeit ist dies durch Zerschneidungsversuche an *Paramaec.* und *Stentor*, die zeigten, daß nur der vor dem Peristom gelegene Teil dieser Ciliaten thermisch reizbar ist, bestätigt worden[2]). Bei gleichzeitiger Einwirkung von thermischen und chemischen Reizen überwiegen letztere, während der galvanische Strom thermotaktische Ansammlungen von *Paramaec.* etwas nach der Kathodenseite auszieht (Abb. 23). Bei *Euglena viridis* überwiegt die Phototaxis stets über die Thermotaxis. Thigmotaktisch festgehaltene Ciliaten lösen sich bei Einwirkung unter optimaler Temperaturerhöhungen los. Dagegen überwiegt die Thermotaxis bei Temperaturerhöhung über das Optimum hinaus, so daß ein Tier, das thigmotaktisch erstarrt ist, evtl. bis zum Wärmetode festgeheftet bleibt (die verschiedenen Flagellaten und Ciliaten verhalten sich hierbei etwas verschieden). Abkühlung verstärkt meist die Thigmotaxis, doch kann auch das Gegenteil der Fall sein [*Stylonychia mytilus*[3])].

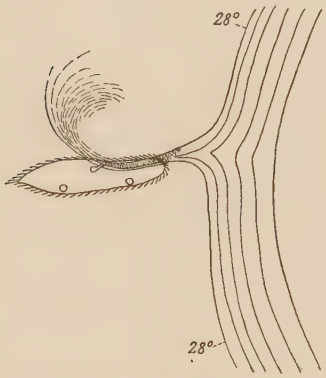


Abb. 22. Paramaecium an der oberen Grenze des Temperaturoptimums (+28° C) (nach Jennings).

Coelenteraten reagieren auf thermische Reizung durch Kontraktionen und zeigen eine z. T. auf bestimmte Körperregionen (Aktinien: Tentakel, *Beroë*: Eimersches Organ) beschränkte, recht feine Unterschiedsempfindlichkeit, die sich mit steigender Temperatur vergrößern soll (*Hydra*). Thermotaktische Einstellung scheint aber nicht vorzukommen, wenn man nicht die Beobachtung,

[1]) Jennings, H. S.: Die niederen Organismen. Übers. v. E. Mangold. Leipzig 1914. Jennings, H. S.: Reactions to heat and cold in the ciliate infusoria. Carnegie Inst. of Washington publ. 16, S. 5—28. 1914.

[2]) Alverdes, F.: Studien an Infusorien usw. Arb. a. d. Geb. d. exp. Biol. Bd. 3. Berlin 1922.

[3]) Pütter, A.: Studien über Thigmotaxis bei Protisten. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 1900, S. 243—302.

daß einige Hydren bei leichter Erwärmung des Wassers von unten her ihre Tentakeln, die gewöhnlich schlaff herabhängen, nach oben kehren[1]), was aber auch auf einer passiven Bewegung durch den aufwärtsgerichteten Strom des warmen Wassers beruhen kann, in diesem Sinne deuten will.

Bei Würmern scheint im allgemeinen eine besondere Temperaturempfindlichkeit bestimmter Körperregionen nicht vorzukommen, doch antworten die meisten Formen auf lokale thermische Reize durch Wegwendung von der Reizquelle. Bei allseitiger Erwärmung reagieren Planarien auf Temperaturerhöhungen um 2—3° (von + 22 auf + 25°) durch schlagende Bewegungen des Vorderendes, Kehrtwendungen und Kontraktionen, während Regenwürmer gegen eine Temperatursteigerung von + 20 auf + 30° unempfindlich zu sein scheinen und erst bei + 33 bis 34° zu einem Haufen geballt von der warmen Zone wegströmen. Im Temperaturgefälle kommen Planarien zwischen + 17 und + 26° zur Ruhe, und Regenwürmer meiden Temperaturen von mehr als + 34°. Rotatorien reagieren wie die Ciliaten nach der Versuchs- und Irrtumsmethode. Bei einigen Larven parasitischer Nematoden hat Khalil[2]) eine interessante thermotaktische Reaktion festgestellt, die darin besteht, daß die Tiere in einer Uhrschale, deren Boden mit einem erhitzten Gegenstand berührt wird, nach der Berührungsstelle hinströmen. Er bringt dies Verhalten mit dem Auffinden des warmblütigen Wirtstieres in Zusammenhang. Ähnliches wurde von Fülleborn[3]) festgestellt. In der Natur läßt sich thermotaktische Orientierung bei Turbellarien beobachten: so verteilen sich in Gebirgstümpeln, deren Wasser an einer Seite durch schmelzenden Schnee stark abgekühlt wird, während an anderen Stellen durch die Sonnenbestrahlung Erwärmung eintritt, die verschiedenen Arten nach Maßgabe ihrer Temperaturoptima. Bei bedecktem Himmel dagegen, wenn eine gleichmäßige Temperatur in dem Tümpel herrscht, sind sie unregelmäßig verteilt[4]).

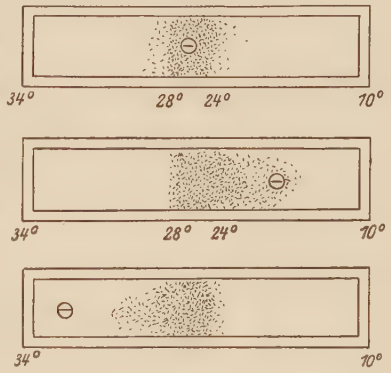


Abb. 23. Beeinflussung der thermotaktischen Ansammlung von Paramaecium durch galvanische Reizung. Θ = Kathode. (Nach Mendelsohn).

Bei pelagischen Wurmlarven und Krebsen beeinflussen Temperaturveränderungen häufig die phototaktischen und geotaktischen Reaktionen, womit vielfach die periodischen vertikalen Wanderungen dieser Tiere zusammenhängen. Meist bewirkt Temperaturerhöhung Nachlassen der positiven Phototaxis und Förderung der positiven Geotaxis[5]).

Die Temperaturempfindlichkeit der Crustaceen scheint bei den einzelnen Formen, wohl in Abhängigkeit von der Bedeutung der Temperaturreize in ihrer Lebensführung, recht verschieden. Während *Branchipus serratus* ein ziemlich engbegrenztes Temperaturoptimum (im diffusen Licht + 14 bis + 17°) besitzt,

[1]) Schulze, P.: Neue Beiträge zu einer Monographie der Gattung Hydra. Arch. f. Biontol. Bd. 4, S. 33—119. 1917.

[2]) Khalil, M.: Thermotropism in Ancylostoma larvae. Proc. of the roy. soc. of med. sect. of trop. diseases a. parasitol. Bd. 15, S. 16—18. 1922.

[3]) Fülleborn, F.: Über „Taxis" (Tropismus) bei St ongyloides- und Ankylostoma-Larven. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 28, S. 144—165. 1924.

[4]) Reisinger, E.: Strudelwürmer. Biol. d. Tiere Deutschlands. Tl. 4. Berlin 1923.

[5]) Dice, L. R.: The factors determining the vertical movements of Daphnia. Journ. of anim. behav. Bd. 4, S. 229—265. 1914.

dessen Grenze gegen die wärmere Seite hin schärfer ist als gegen die kältere[1]), Zoëen im Temperaturgefälle an der Grenze von + 25 bis 18° ins kühlere Gebiet zurückschrecken[2]), *Limulus*, der nach Patten besondere Thermoreceptoren besitzen soll, sich sehr temperaturempfindlich zeigt[3]), kann man Flußkrebsen außer Wasser einen glühenden Draht bis auf 4 mm an die Antennen heranbringen und diese im Wasser einem Wasserstrom von + 40° aussetzen, ohne daß eine Reaktion erfolgt[4]). Die wenig thermophilen Landasseln dagegen zeigen große thermische Unterschiedsempfindlichkeit und gehen trotz ihrer starken negativen Phototaxis in einem z. T. verdunkelten Gefäß stets ins Helle, wenn die Temperatur im Dunkeln nur ein wenig höher ist, und sie weichen einem wenig erwärmten Glasstab schon auf eine Entfernung von 1—2 cm aus[5]). Auch die jahreszeitlichen Ansammlungen mancher Asseln sollen unter dem Einfluß der Temperatur stehen[6]). Die Landasseln sollen nach Amputation der Antennen die feine Unterschiedsempfindlichkeit gegen Temperaturen verlieren[7]).

Im Leben der sehr thermophilen Zecken (*Argas persicus*) spielt die Thermotaxis eine wichtige Rolle, und die stark negativ phototaktischen Tiere sammeln sich in einer halbverdunkelten Glasröhre, wenn diese von einer elektrischen Glühlampe bestrahlt wird, an der Hell-Dunkelgrenze, weil hier die Temperatur höher ist als im verdunkelten Teil der Röhre. Auch bei der Auffindung des warmblütigen Wirts werden sie von Temperaturreizen geleitet, wie daraus hervorgeht, daß Zecken, denen das Geruchsorgan ausgeschaltet ist und die man an ein frisches Rattenzwerchfell, hinter dem sich eine Flüssigkeit von der Temperatur des Hühnerblutes (+ 42°) befindet, setzt, sofort zu saugen beginnen, gleichgültig, um welche Flüssigkeit es sich handelt[8]).

Auf das Vorkommen thermotaktischer Orientierung bei Insekten weisen viele gelegentliche Beobachtungen hin, auf die ich an anderer Stelle[9]) aufmerksam gemacht habe, doch gibt es nur wenige Arbeiten, die sich experimentell mit diesem Problem beschäftigen: So stellte Graber[10]) für die Küchenschabe fest, daß ihr Temperaturoptimum im Dunkeln zwischen + 26 und + 28° liegt, und daß ihre Unterschiedsempfindlichkeit in den überoptimalen Temperaturbereichen am größten ist. Die Larven des Ameisenlöwen sammeln sich im Temperaturgefälle zwischen + 28 bis 35° an und zeigen an den einzelnen Körperstellen verschieden starke Reizbarkeit. Bei Zusammenwirken von Thigmo- und Thermotaxis überwiegt erstere, während Photo- und Thermotaxis sich die Wage halten[11]).

---

[1]) Mc Ginnis, M. O.: Reactions of Branchip. serratus to light, heat and gravity. Journ. of exp. zool. Bd. 10, S. 227—240. 1911.

[2]) Schmid, B.: Ein Versuch über die Wärmeempfindlichkeit von Zoëalarven. Biol. Zentralbl. Bd. 31, S. 538. 1911.

[3]) Grimpe, G.: Zur Biologie des Pfeilschwanzkrebses. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde Bd. 27, S. 269—273 u. 285—287. 1916.

[4]) Demoll, R.: Die Sinnesorgane der Arthropoden. Braunschweig 1917.

[5]) Erhard, H.: Kritik von J. Loebs Tropismenlehre usw. Zool. Jahrb., Abt. Physiol., Bd. 39, S. 1—64. 1922. — Erhard, H.: Zur Kenntnis des Lichtsinnes einiger niederer Krebse. Ebenda S. 65—82. — Erhard, H.: Tierphysiol. Praktikum. Jena 1916.

[6]) Allee, W. C.: The temperature relation with Isopods. Anat. record Bd. 24, S. 405 bis 406. 1923.

[7]) Erhard, H.: Tierphysiol. Praktikum. Jena 1916.

[8]) Hindle, E. u. G. Merriman: The sensory perception of Argas persicus. Parasitology Bd. 5, S. 203—216. 1912/13.

[9]) Herter, K.: Untersuchungen über den Temperatursinn einiger Insekten. Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. C, Bd. 1. S. 221—288. 1924.

[10]) Graber, V.: Thermische Experimente an der Küchenschabe usw. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 41, S. 240—256. 1887.

[11]) Doflein, F.: Der Ameisenlöwe. Jena 1916.

An Kleiderläusen hat MARTINI[1]) exakte Versuche angestellt, die eine feine Temperaturempfindlichkeit dieser Parasiten ergaben. Das Temperaturoptimum liegt bei etwa + 29° und verschiebt sich bei einseitigem Lichteinfall bei positiv phototaktischen Läusen etwas nach der Lichtseite. Neuere Untersuchungen in der „Temperaturorgel“[2]), einem Apparat, der es ermöglicht, die Tiere in einem meßbaren Temperaturgefälle zu beobachten, hatten folgendes Ergebnis: Bei Grillen (*Acheta* und *Lyogryllus*) spielen die Antennen für die thermotaktische Orientierung keine besonders große Rolle, da ihre Amputation das Verhalten der Tiere im Temperaturgefälle nur wenig verändert. Dagegen sind die Vordertarsen, Mundtaster und Cerci von großer thermotaktischer Bedeutung. Bei zwei untersuchten Wanzenarten (*Pyrrhocoris* und *Lygaeus*) erleidet die thermotaktische Orientierung durch Antennenverlust schwere Störungen, wodurch wahrscheinlich gemacht wird, daß bei ihnen in den Antennen besonders viele Thermoreceptoren lokalisiert sind. [Als Thermoreceptoren können nach DEMOLL[3]) die sog. kelchförmigen Organe in Frage kommen, jedoch ist bisher hierfür noch kein Beweis erbracht worden.] Die naheliegende Annahme, daß die Antennen der Arthropoden den Hauptsitz des Temperatursinnes darstellen, trifft also sicher nicht für alle Formen zu. Überhaupt ist das thermotaktische Verhalten nahe verwandter Formen oft sehr verschieden: So liegt bei *Lyogryllus campestris* das Temperaturoptimum im diffusen Tageslicht und im Dunkeln gleich hoch (bei etwa + 26°), während es bei *Acheta domestica* im diffusen Tageslicht höher (bei etwa + 27¼°) liegt als im Dunkeln (bei etwa + 23½°). Entsprechend verhalten sich *Pyrrhocoris apterus* und *Lygaeus equestris*, indem für erstere das Optimum unabhängig von der Beleuchtung bei etwa + 28¼° und für letztere im Hellen bei etwa + 29° und im Dunkeln bei etwa + 26½° liegt. Besonderes Interesse bietet das thermotaktische Verhalten der Ameisen (*Formica rufa*), da bei ihnen die Höhe des Optimums sowohl von der Beleuchtung als auch von der Umgebungstemperatur abhängt (Abb. 24), und die äußerst feine thermische Unterschiedsempfindlichkeit sich mit dem Steigen der Umgebungstemperatur noch erhöht. Die Größe der relativen Luftfeuchtigkeit hat keinen Einfluß auf die Höhe des Optimums[4]). Das verschiedene Verhalten der Ameisen im

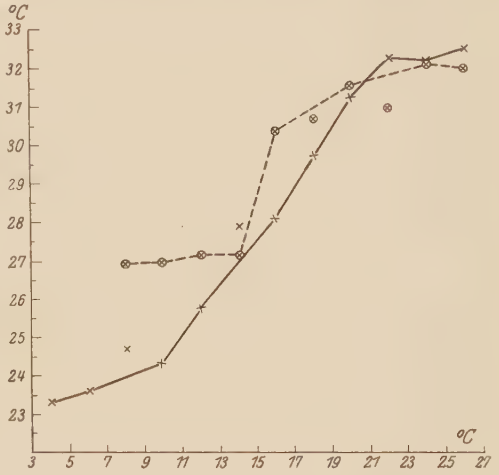


Abb. 24. Kurve für die Verschiebung des Temperaturoptimums bei Formica rufa. Auf der Abszisse die Umgebungstemperaturen, auf der Ordinate die Ansammlungstemperaturen. Ausgezogene Kurve: im diffusen Tageslicht; gestrichelte Kurve: im Dunkeln. (Nach HERTER.)

[1]) MARTINI, E.: Zur Kenntnis des Verhaltens der Läuse gegenüber Wärme. Zeitschr. f. angew. Entomologie Bd. 4, S. 34—70. 1916.

[2]) HERTER, K.: Untersuchungen über den Temperatursinn einiger Insekten. Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. C, Bd. 1, S. 221—288. 1924. — HERTER, K.: Untersuchungen über den Temperatursinn der Feuerwanze. Biol. Zentralbl. Bd. 43, S. 27—30. 1923. — HERTER, K.: Untersuchungen über den Temperatursinn der Hausgrille und der roten Waldameise. Ebenda S. 282—285.

[3]) DEMOLL, R.: Die Sinnesorgane der Arthropoden. Braunschweig 1917.

[4]) HERTER, K.: Temperaturoptimum und relative Luftfeuchtigkeit bei Formica rufa L. Zeitschr. f. vergl. Physiol. Bd. 2, S. 226—232. 1925.

Dunkeln und im diffusen Tageslicht ist vielleicht durch eine Anpassung an die Temperaturverhältnisse innerhalb und außerhalb des Nestes zu erklären. Über den Temperatursinn der Honigbiene haben wir in neuerer Zeit durch Armbruster[1]) einigen Aufschluß erhalten. Im überwinternden Stock regulieren die Bienen durch periodische Wärmeerzeugung, die durch Nahrungsaufnahme und anschließende rege Muskeltätigkeit (Flügelfächeln) herbeigeführt wird, die Temperatur. Diese Wärmeerzeugung setzt ein, wenn die „kritische Temperatur" von + 13° erreicht ist und bewirkt in etwa einer Stunde eine Temperaturerhöhung bis auf etwa + 25°. Dann tritt Ruhe ein, und die Bienen sitzen in ziemlich lockerer Verteilung auf den Waben. Mit zunehmender Abkühlung rücken sie enger zusammen, bis sie nach etwa 3 Stunden eine kompakte Traube bilden, deren äußerste Schicht aus dicht aneinandergedrängten, mit dem Kopf nach innen gerichteten Bienen besteht. Der Reiz, der durch die Abkühlung bis auf + 13° hervorgerufen wird und die Hautbienen zuerst trifft, veranlaßt diese, ins Innere der Traube zu kriechen, während andere an ihre Stelle treten. Dies wiederholt sich so lange, bis die ganze Traube nach etwa 21 Stunden auf etwa + 13° abgekühlt ist; dann tritt allgemeine Unruhe und neue Wärmeerzeugung ein.

Über das thermotaktische Verhalten der Wirbeltiere, mit dem das Aufsuchen von Winterquartieren, jahreszeitliche Wanderung usw. im Zusammenhang stehen, wissen wir nur wenig. Im Leben mancher Fische, bei denen Hofer[2]) Wärmepunkte am Kopf nachgewiesen hat, sind Temperatureinflüsse von größter Wichtigkeit. So kann man den Kärpfling *Fundulus* durch optimale Temperaturen (+ 15 bis 19°) sogar in KCl-Lösungen locken[3]). Bei Amphibien finden sich am ganzen Körper Temperaturpunkte, und thermische Beeinflussungen verändern ihr Verhalten anderen Reizen gegenüber nicht unwesentlich[4])[5]). Von besonderer Bedeutung sind Temperatureinflüsse im Leben der Reptilien; so wählte *Alligator mississippiensis* in 16% der Beobachtungen Wasser von + 10°, in 60% von + 25° und in 24% von + 40°[6]), und Aesculapschlangen finden sich zum Winterschlaf in größerer Anzahl in der Nähe von Thermalquellen ein. Allerdings soll das Sichsonnen der meisten Amphibien und Reptilien nach Werner weniger auf Thermo- als Phototaxis beruhen[7]).

Exakte Angaben über Thermotaxis bei homöothermen Tieren finden sich in der Literatur nur sehr spärlich, trotzdem natürlich viele von ihnen eine äußerst feine Temperaturempfindlichkeit besitzen. So berichtet Humboldt von dem Titi vom Orinoco (*Simia sciurea*), daß diese Äffchen sich bei Temperaturerniedrigung um 2—3° gegenseitig zu erwärmen suchen, und daß man in den Wäldern oft Haufen von ihnen finden soll, die erbärmlich schreien,

[1]) Armbruster, L.: Der Wärmehaushalt im Bienenvolk. Berlin 1923. — Armbruster, L.: Eine Bestätigung meiner Wärmetheorie. Arch. f. Bienenkunde Bd. 6, S. 29—47. 1924.

[2]) Hofer, B.: Studien über die Hautsinnesorgane der Fische. I. Ber. d. K. Bayr. biol. Versuchsstat. München Bd. 1, S. 115—164. 1907.

[3]) Childester, F. E.: Studies on fish migration. II. Americ. naturalist Bd. 56, S. 373 bis 380. 1922.

[4]) Morgan, A. H.: The temperature senses in the frogs' skin. Journ. of exp. zool. Bd. 35, S. 83—113. 1922.

[5]) Sayle, M. H.: The reaction of Necturus to stimuli rec. through the skin. Journ. of anim. behav. Bd. 6, S. 81—102. 1916.

[6]) Reese, A. M.: Some reactions of Allig. mississipp. Anat. record Bd. 24, 6, S. 391. 1923.

[7]) Werner, F.: Beiträge zur Biologie der Reptilien und Batrachier. Biol. Zentralbl. Bd. 22, S. 737—758. 1902.

weil die auswärtsstehenden in den Knäuel hineinmöchten, um Wärme und Schutz zu finden[1]). Eichhörnchen und weiße Ratten lassen sich auf bestimmte Temperaturen dressieren[2]).

2. Hydrotaxis.

Mit Hydrotaxis bezeichnet man Ortsbewegungsreaktionen freibeweglicher Tiere, bedingt durch die Sättigung des Mediums an Wasser. Bewegen sie sich zu Stellen größerer Wassersättigung, so spricht man von positiver, im umgekehrten Falle von negativer Hydrotaxis. Inwieweit hierbei chemische Faktoren eine Rolle spielen, weiß man nicht, wie überhaupt das Wesen der Hydrotaxis noch sehr unklar ist.

Nereïs ist positiv hydrotaktisch, und zwar ist das Kopfende reizbarer als das Schwanzende[3]). Auch Regenwürmer reagieren positiv und werden von feuchten Bezirken festgehalten, und zwar liegt bei ihnen der Ort für die Perzeption der Feuchtigkeit im Vorderende, und der Reiz, der die Hydrotaxis veranlaßt, ist wahrscheinlich die Austrocknung[4]). Von einigen Wasserinsekten wird berichtet, daß sie in der Nähe von Gewässern ausgesetzt, sich geradlinig auf diese zu bewegen, wobei die Sicherheit der Reaktion mit steigender Entfernung abnimmt[5])[6]). Der Wasserkäfer *Dineutes assimilis* fliegt, in weiterer Entfernung vom Wasser ausgesetzt, nach einigem Umherkriechen empor und dann zum Wasser, wobei die Höhe des Emporfliegens mit dem Abstand vom Wasser wächst[6]). Dies läßt es wahrscheinlich erscheinen, daß die Käfer sich optisch nach der glänzenden Fläche orientieren. In neuerer Zeit hat Turner[7]) mit einer exakten Methodik Versuche an verschiedenen Wasserarthropoden angestellt, mit dem Ergebnis, daß von den Formen, die zeitweise das Wasser zu verlassen pflegen, die meisten die Richtnng zum Wasser entschieden bevorzugen. Blendungsversuche an dem Krebs *Cambarus* und an einem Taumelkäfer (*Gyrinus*) machen es aber wahrscheinlich, daß wenigstens bei diesen Formen, die Orientierung optisch erfolgt.

Die bei Ebbe in Strandtümpeln zurückbleibenden Kärpflinge (*Fundulus majalis*) wandern, wenn diese kleinen Becken auszutrocknen beginnen, durch Sprünge über Land in gerader Linie zur See zurück. Eine direkte optische Orientierung soll nicht in Frage kommen[8]). Angaben über Landwanderungen von Fischen und Auftreten von solchen in isolierten Wasseransammlungen finden sich viel in der Liebhaberliteratur, wobei besonders Aal und Schlammbeißer eine Rolle spielen[9]). Inwieweit hierbei Hydrotaxis in Frage kommt, bedarf dringend der

[1]) Humboldt, A. v.: Reise in die Äquinoktialgegenden des neuen Kontinents. Bd. 3, S. 101. Stuttgart 1860.

[2]) Yoakum, C. S.: Some experiments upon the behavior of Squirrels. Journ. of comp. neurolog. a. psycholog. Bd. 19, S. 541—568. 1909.

[3]) Maxwell, S. S.: Beiträge zur Gehirnphysiologie der Anneliden. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 67, S. 263—297. 1897.

[4]) Parker, G. H. u. H. M. Parshley: The reaction of earthworm to dry and to moist surfaces. Journ. of exp. zool. Bd. 11, S. 361—363. 1911.

[5]) Wheeler, W. M.: Anemotropism and other tropisms in insects. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 8, S. 373—381. 1899.

[6]) Weiss, H. B.: Notes on the positive hydrotropism of Gerris marginatus and Dineutes assimilis. Cand. entomol. Bd. 46, S. 33—34. 1914.

[7]) Turner, C. H.: A new field method of investigating the hydrotropisms of freshwater invertebrates. Biol. bull. Bd. 46, S. 35—54. 1924.

[8]) Mast, S. O.: The behavior of Fundulus with spec. refer. to overland escape etc. Journ. of anim. behav. Bd. 5, S. 341—350. 1915.

[9]) Blätter f. Aquarien- u. Terrarienk. 1906, S. 19, 132, 190; 1907, S. 52, 269, 392; 1919, S. 13; 1922, S. 13; 1923, S. 126.

Aufklärung. Das gleiche gilt für viele Beobachtungen ähnlicher Art an Amphibien und Reptilien[1]), von denen besonders das massenhafte Eintreffen der Amphibien, die z. T. in weiter Entfernung vom Wasser Spätsommer und Winter verbrachten, an den Laichplätzen zu erwähnen ist. Die schon von Humboldt[2]) berichtete Erscheinung, daß junge Schildkröten den kürzesten Weg zum Wasser finden, soll nach neueren Untersuchungen Parkers nicht hydrotaktisch, sondern optisch und geotaktisch erfolgen[3]).

[1]) Werner, F.: Beiträge zur Biologie der Reptilien und Batrachier. Biol. Zentralbl. Bd. 22, S. 737—758. 1902. — Blätter f. Aquarien- u. Terrarienk. 1909, S. 387; 1917, S. 355 bis 356; 1919, S. 274—275; 1920, S. 92, 218—219; 1921, S. 74, 280.

[2]) Humboldt, A. v.: Reise in die Äquinoktialgegenden des neuen Kontinents Bd. 3, S. 76. Stuttgart 1860.

[3]) Parker, G. H.: The crawling of young logger-head turtles towards the sea. Journ. of exp. zool. Bd. 36, S. 323—331. 1922.

Schmerz.

Von

A. Goldscheider

Berlin.

Mit 2 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Blix: Upsala läkareförenings förhandl. Bd. 18. 1892. — v. Frey: Ber. üb. d. Verhandl. d. sächs. Ges. d. Wiss., Leipzig 1894, 1895. — v. Frey: Untersuchungen über die Sinnesfunktionen der menschlichen Haut. 1. Abh.: Druckempfindung und Schmerz. Abh. d. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 23, Nr. III. Leipzig 1896. — Goldscheider, A.: Ges. Abh. Bd. I. Leipzig 1898. — Goldscheider, A.: Über den Schmerz. Berlin 1894. — Goldscheider, A.: Das Schmerzproblem. Berlin 1920. — Oppenheimer: Schmerz- und Temperaturempfindung. Berlin 1893. — Rivers u. Head: Brain, Nov. 1908. — Head: 46. Kongreß f. inn. Medizin 1909. — Trotter u. Davies: Journ. of physiol. Bd. 38. 1909. — Thunberg: in Nagels Handb. d. Physiol. Bd. III. 1905. — Lewandowsky: Handb. d. Neurol. Berlin 1910—14.

I. Schmerzpunkte und Schmerzempfindung.

Daß die Schmerzempfindung nicht allen empfindungsleitenden Nerven der Haut zukommt, wurde 1884 von Goldscheider[1]) durch den Nachweis der Analgesie der Kälte- und Wärmepunkte festgestellt. Andererseits zeigte derselbe, daß gewisse vielfach in den großen und kleinen Furchen der Haut gelegene Punkte, die er deshalb als „Schmerzpunkte" bezeichnete, durch eine besonders hohe Schmerzempfindlichkeit ausgezeichnet sind. Jedoch wollte er dieselben nicht als Reizpunkte eines spezifischen Schmerzsinnes ansprechen. Auch Blix[2]) wies darauf hin, daß manche Punkte der Haut von besonderer Schmerzempfindlichkeit seien; spezifische Organe für den Schmerz nahm er nicht an. v. Frey[3]) dagegen hat die Lehre aufgestellt, daß den Schmerzpunkten die peripherischen Endigungen spezifischer Schmerznerven entsprechen, welche das Substrat eines den übrigen Sinnen homologen Schmerzsinnes bilden.

v. Frey findet bei Anwendung sorgfältig geeichter Reizhaare nur zwei Arten von sensiblen Punkten in der Haut: die Druckpunkte und die Schmerzpunkte. An letzteren gelinge es, bei Anwendung von Schwellenreizen häufig eine reine Schmerzempfindung ohne gleichzeitige Berührungsempfindung zu erzeugen; wo eine solche bei überminimalen Reizen auftrete, beruhe sie auf Miterregung von Druckpunkten durch die ausgebreitete Deformation der Haut.

Für die spezifische Natur der Schmerzpunkte führt v. Frey ferner gewisse Besonderheiten der Reizbarkeit und des Empfindungsinhalts an. Ihre Reizschwelle ist im allgemeinen erheblich höher als die der Druckpunkte (unter Um-

[1]) Goldscheider, A.: Ges. Abh. Bd. I, S. 79, 197.
[2]) Blix: Ztschr. f. Biol. 21. 1885.
[3]) v. Frey: Berichte II. u. III. Mitt. 1894 u. 1895.

ständen freilich auch tiefer); sie reagieren auf diskontinuierliche Reize mit einer kontinuierlichen anschwellenden Empfindung (im Gegensatz zu den Druckpunkten). Erst bei der geringen Zahl von etwa 5 Reizen in der Sekunde wird eine Art von Intermittenz der Schmerzempfindung bemerkbar. Die Druckempfindung verschwindet mit dem Aufhören des Reizes sofort, die Schmerzempfindung erst allmählich; endlich komme den Schmerzpunkten eine *größere Latenz* der Empfindung zu als den Druckpunkten, welche v. Frey auf eine „geringere Beweglichkeit der Schmerznerven in ihren physiologischen Äußerungen" zurückführt. Außerdem ist er geneigt, dem reizauslösenden Vorgang eine Bedeutung für die Latenz beizumessen.

Ich finde bei genauer Befolgung der v. Freyschen Versuchstechnik an den Schmerzpunkten meist eine der Schmerzempfindung vorausgehende, sehr matte Berührungsempfindung, auch bei so schwachen Reizen und geringen Deformationen der Haut, daß eine Fortleitung zu benachbarten Druckpunkten sehr unwahrscheinlich ist. Diese primäre unterschmerzliche Empfindung wird deutlicher und nahezu regelmäßig wahrgenommen, wenn man den Stichreiz nicht senkrecht gegen die Hautoberfläche, sondern möglichst flach, einen äußerst spitzen Winkel mit der Hautoberfläche bildend, gegen diese führt, wobei das Abgleiten der Spitze vermieden werden muß. Man greift mit dem Reiz am zweckmäßigsten die feinen Furchen der Haut an. Diese Art der Reizung ist ganz besonders geeignet, eine eng umschriebene punktförmige Verschiebung der Teilchen herbeizuführen, da der Widerstand und die elastische Gegenwirkung des Gewebes hierbei bedeutender ist als bei senkrechter Nadelführung, und daher die Druckzunahme steiler verlaufen und mit der Entfernung vom Reizort schneller abklingen muß.

Ziehen[1]) findet gleichfalls an den Schmerzpunkten bei schwacher Reizung eine unterschmerzliche „spitze oder spitzige" Empfindung.

In den Fällen, wo eine primäre Schmerzempfindung auftritt, liegt anscheinend eine überschwellige Reizung vor.

Die Schmerzempfindung erscheint hiernach als zweite Phase einer primär unterschmerzlichen Empfindung. Ich habe gezeigt[2]), daß mechanische (und Temperatur-) Reize bei geeigneter Art der Anwendung anschwellende Empfindungen erzeugen, bei welchen, falls die Reizdauer hinreichend kurz ist, der Gipfelpunkt von der primären Empfindung durch ein kurzes empfindungsloses oder sehr empfindungsschwaches Intervall getrennt sein kann; in diesem Fall kann man von einer „zweiten Phase" der Empfindung sprechen. Diese zweite Phase kann bei einem taktilen Reiz schmerzhaft oder unterschmerzlich sein, je nach Stärke und Ort der Reizung. Es gibt Punkte, an welchen selbst die schwächste Reizung stets einen zweitphasigen Schmerz erzeugt, aber andererseits auch solche, bei denen durch Abschwächung des Reizes die vorher schmerzhafte zweitphasische Empfindung in eine unterschmerzliche übergeführt werden kann[3]).

Eine hierhergehörige Beobachtung ist folgende: Streicht man auf die Haut Eisessig, so entsteht nach kurzer Zeit Prickeln, Stechen, Brennen, alles zunächst von unterschmerzlicher Art; weiterhin treten Kälte- und Wärmeempfindungen auf und erst dann steigern sich die erstgenannten Sensationen zum Schmerz. Da bei dem Eindringen der Essigsäure unstreitig zunächst die oberflächlichsten Nerven getroffen werden, so ist dies ein Beweis dafür, daß dieselben unterschmerzlicher Empfindung fähig sind.

Die an den Schmerzpunkten auslösbare Schmerzempfindung ordnet sich hiernach in eine Reihe von Erscheinungen ein, welche man auch bei unterschmerzlichen mechanischen Reizen antrifft, und die Latenz der Schmerzempfindung entspricht dem zeitlichen Abstand, welchen auch bei unterschmerzlichen taktilen Empfindungen der Empfindungsgipfel von dem Zeitpunkt des Reizes darbietet. In den Kreis dieser Betrachtung gehört auch folgende Erscheinung: Ich habe schon in meiner Doktor-Dissertation[4]) 1881 als eine regelmäßige physiologische Erscheinung beschrieben, daß bei einer spitzen Berührung der Haut zunächst ein Tasteindruck wahrgenommen wird, welchem erst weiterhin eine Schmerzempfindung folgt (ein Vorgang, welcher dem pathologischen Symptom der verspäteten Schmerzempfindung bei Nervenkrankheiten zugrunde liegt). Später habe ich mit Gad dies Phänomen weiter verfolgt und auf Summation zurückgeführt[5]).

[1]) Ziehen: Die Grundlagen der Psychologie Bd. II. 1915.

[2]) Goldscheider, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 168. 1917.

[3]) Goldscheider, A.: Das Schmerzproblem, S. 12. Berlin: Julius Springer 1920; Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 168, S. 66. 1917.

[4]) Goldscheider, A.: Die Lehre von den spezifischen Energien usw. Ges. Abh. Bd. I. 1898.

[5]) Gad u. Goldscheider, A.: Zeitschr. f. klin. Med. Bd. 20. 1891. Ges. Abh. I. S. 397.

Wir zeigten, daß eine Reihe von unterschmerzlichen Öffnungsschlägen auf die Haut, appliziert, nach einem empfindungslosen Intervall eine neue, unter Umständen schmerzhafte Empfindung auftreten läßt. v. Frey hat gegen diese Deutung den Einwand erhoben, daß die Reize gleichzeitig einen Druckpunkt und einen Schmerzpunkt getroffen hätten; da der letztere auch bei diskontinuierlicher Reizung eine kontinuierlich anschwellende Empfindung entstehen lasse, welche bei schwachen Reizen erst nach einer gewissen Latenz merklich werde[1]), so erkläre sich unsere Erscheinung ohne Summation. Gegen diese Deutung spricht aber schon der Umstand, daß die von uns als Summationsphänomen angesprochene „sekundäre" Empfindung gar nicht schmerzhaft zu sein braucht, sondern je nach Veränderung der Stärke der Reize unterschmerzlich oder schmerzhaft ist. Sie unterliegt einem ähnlichen Wechsel wie die zweitphasische Empfindung bei mechanischen Reizen. Der Druckreiz schafft, wie wir fanden, ähnliche Summationsbedingungen wie die elektrische Reizreihe. Ferner verträgt sich die v. Freysche Deutung nicht mit unserer Feststellung, daß das Zeitintervall vom Ende der Reizreihe bis zur Schmerzempfindung dasselbe blieb, ganz gleichgültig, ob drei oder fünfzehn elektrische Einzelreize eingewirkt hatten, ob das Intervall der Einzelreize 10 oder 70 σ betrug, ob die Reizreihe 30 oder 370 σ dauerte.

Thunberg[2]) beobachtete die sekundäre Schmerzempfindung auch bei einzelnen Induktions- und bei galvanischen Reizen, was Adrian[3]) bestätigt. Er bezieht die erste Empfindung auf die direkte Reizung der Nervenfaser, die zweite auf einen chemischen Vorgang der receptorischen Endorgane.

Thunberg beschäftigte sich besonders mit denjenigen Fällen, wo auch die erste Empfindung stechend-schmerzhaft ausfiel. Er fand die doppelte Schmerzempfindung bei Hitzereizung, bei mechanischer flächenhafter wie punktförmiger und bei elektrischer Reizung.

Daß die erste Empfindung stärker sein kann als die zweite und daß letztere auch unterschmerzlich ausfallen kann, läßt sich sehr wohl mit der Summationshypothese vereinigen (Näheres s. bei Gad und Goldscheider).

Summation unterschmerzlicher Reize wurde zuerst von Cruveilhier bei einem Falle von Kompression des Rückenmarkes beobachtet. Sodann wies Ch. Richet auf die Summation von einzeln untermerklichen sensiblen Reizen hin, was de Watteville bestätigte. Naunyn erzeugte bei Tabes, Neuritis Kompression des Rückenmarkes durch wiederholte Applikation eben merklicher Reize Schmerz[4]). O. Rosenbach fand bei Rückenmarkskranken mit herabgesetzter Sensibilität eine Summation von einzeln untermerklichen Berührungen. Neuerdings tritt Matthaei[5]) für eine Summation an sich unterschwelliger Reize zur Schmerzempfindung ein.

Daß an den Schmerzpunkten durch Schwellenreize unterschmerzliche Empfindungen ausgelöst werden, gibt auch Thunberg[6]) an: „Schwache stechende Sensationen, die durchaus nicht mit irgendwelchem Schmerz verbunden sind." Er findet es richtiger, die Schmerznerven als „Stichnerven oder Stichschmerznerven", die von ihnen ausgelösten Empfindungen als „Stichempfindungen, bei höherer Intensität als Stichschmerzempfindungen zu benennen". Ähnlich spricht sich Alfred Lehmann[7]) aus, welcher die Bezeichnung Schmerzsinn kritisiert, da die Schmerzpunkte bei leichter Reizung nicht mit Schmerz, sondern mit Stichempfindung reagieren.

Sehr bemerkenswert ist die Tatsache, daß man die Schmerzempfindung der Schmerzpunkte durch künstliche Herabsetzung der Erregbarkeit in eine unterschmerzliche verwandeln kann, wie ich schon 1884 gezeigt habe[8]). Wenn man eine gewisse Zeit hindurch einen starken Druck auf die Haut ausübt, wodurch die gesamte taktile Empfindlichkeit herabgesetzt wird, so ist an den vorher fixierten Schmerzpunkten durch dieselben Reize, die vorher Schmerzempfindung ausgelöst hatten, nur eine unterschmerzliche stichartige Empfindung zu erzielen,

---

[1]) v. Frey: Beiträge zur Physiologie des Schmerzsinnes. 2. Mitt. S. 294.
[2]) Thunberg: Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 12, S. 429. 1901.
[3]) Adrian: Journ. of physiol. Bd. 53. 1919.
[4]) Naunyn: Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol. Bd. 15, 1889.
[5]) Matthaei: Dtsch. med. Wochenschr. 1922, Nr. 35/36.
[6]) Thunberg: Nagels Handb. d. Physiol. Bd. III. 1905.
[7]) Lehmann: Die Hauptgesetze des menschlichen Gefühlslebens. 2. Aufl. 1892.
[8]) Goldscheider, A.: Monatsh. f. Dermatol. 1884, Nr. 9/10; Ges. Abh. Bd. I, S. 77, 1898. Vgl. Schmerzproblem, S. 24.

welche nach demselben Zeitintervall auftritt wie sonst die Schmerzempfindung. Auch durch Abkühlung wird dasselbe erreicht[1]). Andererseits hat künstliche Erregbarkeitssteigerung zur Folge, daß Reizbedingungen, die sonst keinen Schmerz auslösen, nunmehr Schmerz hervorrufen. Der Versuch wird so ausgeführt, daß am Fingerendgliede mittels einer Hautklemme eine möglichst dünne oberflächliche Epidermisfalte stark gepreßt wird. Die leichteste Reizung mit Nadelspitze oder fein zugespitzter mittelstarker Borste erzeugt nunmehr einen zweitphasischen Schmerz, während diese Reizung sonst hier unterschmerzlich bleibt.

Für die Schmerznerventheorie wird geltend gemacht, daß es Körperteile gebe, welche bei vorhandener Druckempfindlichkeit der Schmerzempfindung, andere, welche bei vorhandener Schmerzempfindlichkeit der Druckempfindung entbehren.

So soll an der Wangenschleimhaut beiderseits ein analgetischer druckempfindlicher Bezirk bestehen, der sich in einem schmalen Streifen nach dem Mundwinkel hin fortsetzt [Kiesow[2])]. An dieser für mechanische und elektrische Reize analgetischen Stelle sollen jedoch thermische Schmerzreize empfunden werden. Die Angabe wurde von Rollett[3]), v. Frey[4]), Marx[5]) bestätigt. Nach v. Frey erzeugen auch chemische Reize keinen Schmerz und sind fast ebenso schmerzfrei die untere Zungenfläche und die Schleimhautfläche der Lippen.

Umfangreiche Nachuntersuchungen, welche Hahn und Hajen an meiner Klinik angestellt haben und an denen ich mich selbst beteiligte, haben ergeben, daß die Kiesowschen Behauptungen nicht zutreffend sind[6]). Übrigens ist an dem Vorkommen analgetischer Punkte, an welchen man taktile Empfindungen auslösen kann, kein Zweifel. Diese Tatsache läßt mehrere Möglichkeiten der Erklärung zu, welche mit der Summationstheorie des Schmerzes sehr wohl vereinbar sind. Um nur ein Moment anzuführen, so ist die Summation von der Dauer des Erregungsablaufes und von dem Verhältnis der Erregbarkeitssteigerung zur Erregbarkeitsherabsetzung abhängig, Vorgänge, bezüglich deren die Nerven des gleichen Sinnesorganes sich verschieden zu verhalten scheinen.

Als Körperteile, welche lediglich Schmerznerven in seinem Sinne enthalten, nennt v. Frey die Conjunctiva und Cornea, die Zähne, die Glans penis, die Knochen und Knochenhaut.

Meine Nachprüfungen in Gemeinschaft mit Brückner[7]) haben ergeben, daß die Cornea außer schmerzvermittelnden auch solche Nerven besitzt, welche eine unterschmerzliche Berührungs- und Druckempfindung auslösen, und daß es sich wahrscheinlich dabei um einen einheitlichen Nervenapparat handelt. Auf Grund einer Wiederholung seiner Versuche mit Webels hält v. Frey[8]) an seiner Auffassung fest und macht außer sprachlichen Schwierigkeiten geltend, daß eine Fehlerquelle durch Abspringen der Borste von der Hornhaut gegen den Lidrand entstanden sein könne. Eine weitere Untersuchung von Kant und Hahn[9]) aus meiner Klinik kam jedoch gleichfalls zu dem Ergebnis, daß reine Berührungs- und Druckempfindungen an der Cornea und Conjunctiva sclerae existieren. Ihre Schwelle liegt um ein geringes tiefer als die des Schmerzes; unter Cocainisierung wird der Abstand der Schwellen größer. Die Versuche gelingen am besten mittels Nähgarn von $^2/_5$ mm Durchmesser, welches 3 cm lang gefaßt einem Gewicht von 10 mg das Gleichgewicht hält, eine Kraft, welche sich durch Abbiegen des Fadens auf 20 mg steigern läßt. In nahezu der Hälfte der Fälle trat reine Berührungs- und Druckempfindung auf. Die Überlagerung durch Schmerz fand sich besonders in der Mitte der Hornhaut.

In demselben Sinne sprechen pathologische Beobachtungen. Bei Trigeminusaffektion usw. kommt es vor, daß Berührungen der Hornhaut als Druck, nicht als Schmerz empfunden werden (vgl. ferner Schmerzproblem S. 39). Stein[10]) hat bei Fällen von Trigeminusstörung an der Cornea das Vorhandensein von Druckempfindung festgestellt, während für stärkere Reize Schmerzhaftigkeit bestand.

---

[1]) Boveri u. Silvestri: Arch. ital. de biol. (1) Bd. 31. 1899.
[2]) Kiesow: Wundts Philos. Studien Bd. 9. 1894; Bd. 14. 1898.
[3]) Rollett: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 74. 1899.
[4]) v. Frey: Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. 1894, S. 293; 1895, S. 180.
[5]) Marx: Münch. med. Wochenschr. Jg. 68. 1921.
[6]) Hahn u. Hajen: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 204, S. 522. 1924.
[7]) Goldscheider, A. u. Brückner: Berlin. klin. Wochenschr. 1919, Nr. 52.
[8]) v. Frey u. Webels: Zeitschr. f. Biol. Bd. 74, H. 3/4. 1922.
[9]) Kant u. Hahn: Klin. Wochenschr. Jg. 3, Nr. 3. 1924.
[10]) Stein: Klin. Wochenschr. Jg. 4, Nr. 17. 1925.

Daß die *Zähne* nur schmerzvermittelnde Nerven besitzen, ist nicht zutreffend. Kälte- und Wärmereize erzeugen am Zahn bei zweckmäßiger Abstufung unterschmerzliche Empfindungen; ebenso faradische Reize am plombierten Zahn. Auch am *Periost* lassen sich bei faradischer Reizung in vorsichtiger Abmessung unterschmerzliche Empfindungen auslösen. Durch Goldscheider und Hoefer wurde ferner nachgewiesen, daß das gleiche für mechanische Reizung der Knochenhaut gilt[1]).

Resezierte empfinden, wie *ich* mich überzeugte, ein leichtes Anstoßen mit einer Sonde an das Knochenende als Stoß (Wahrnehmung durch das Gehörorgan war dabei ausgeschlossen). Kaninchen reagieren auf mechanische Reizung der Knochen an den Gelenkenden mit Atmungsreflexen, ohne Zeichen von Schmerz zu verraten. An der Glans penis sind durch abgestufte mechanische und faradische Reizung gleichfalls unterschmerzliche Empfindungen zu erzeugen.

Neuerdings hat v. Frey[2]) gegen die Summationstheorie noch einige Einwände erhoben, die hier kurz berücksichtigt werden sollen. Er findet bei mechanischer, chemischer, thermischer und elektrischer Reizung der Schmerzpunkte *reine* Schmerzempfindungen ohne begleitende oder vorhergehende unterschmerzliche Empfindungen. Zur *mechanischen* Schwellenreizung benutzt er geeichte „Stachelborsten" von $^1/_2$—2 g Kraft, welche senkrecht auf die Haut aufgesetzt werden. Die an der Beugefläche des Oberarmes wahllos ausgeführten Versuche, bei welchen er die Spitze 5—10 Sekunden und länger auf der Haut des zweckmäßig gelagerten Armes ruhen ließ, ergaben Reizerfolge, welche er in 4 Klassen einordnet: 1. Keine Empfindung; 2. Berührungsempfindung; 3. Empfindungen schmerzhafter Art, d. h. solche, „die von der Versuchsperson teils ausdrücklich als solche, teils als stechend, brennend und juckend bezeichnet werden"; 4. Berührungsempfindung und Schmerz.

Die Häufigkeitsverhältnisse in Prozenten zeigt die folgende Zusammenstellung:

	1	2	3	4
$^1/_2$ g	16	6,4	57,6	20
2 g	4	10,8	41,6	43,6

Man ersieht daraus, daß die Zahl der Fälle von Berührungsempfindung (Klasse 2 + 4) doch recht stattlich ist. v. Frey bezieht sie auf Miterregung von Druckpunkten, die trotz ihrer tieferen Lage doch infolge ihrer größeren Empfindlichkeit leichter erregt werden als die Schmerznervenendigungen. Bezüglich der Empfindungen schmerzhafter Art (Klasse 3) muß beanstandet werden, daß hier unterschmerzliche Empfindungen, wie Stechen, Brennen, Jucken, von denen v. Frey selbst sagt, daß die Versuchsperson sie nicht ausdrücklich als Schmerz bezeichnet hat, mitgerechnet werden; wie es scheint, bilden diese Fälle sogar die Mehrzahl. Wenn die Versuche etwas beweisen sollen, so hätte die Reizung auf die Schmerzpunkte beschränkt werden müssen. Die an die Ergebnisse geknüpften Betrachtungen gegen die Summationslehre erscheinen nicht stichhaltig. Die Latenzzeit der schmerzhaften Empfindungen führt v. Frey ausschließlich auf den auslösenden Vorgang an den peripherischen Nervenenden zurück.

Die *chemische* Reizung wird so ausgeführt, daß Säuren (Ameisen-, Essigsäure, Eisessig) in Form kleinster Tröpfchen auf die Haut gebracht werden. Bei meiner Nachprüfung fand ich, daß dem Auftreten des Schmerzes stets unterschmerzliche Empfindungen (Prickeln, Ziehen, Brennen) vorhergingen. Wenn man mittels Chloroform oder chloroformähnlicher Körper (Dichloräthylen usw.) schmerzhaftes Brennen erzeugt, so geht demselben sehr gewöhnlich eine unterschmerzliche Empfindung: Spannungs-, Schwellungs-, Druckempfindung und unterschmerzliches Brennen vorher. Grützner[3]) führt bei seinen Versuchen über chemische Reizung künstlich gesetzter Wunden oft unterschmerzliche Empfindungen an.

Die *thermische* Reizung, die v. Frey durch Konzentration von Sonnenstrahlen mittels einer Sammellinse ausführt, vermag allerdings sofortigen Schmerz auszulösen, was aber nichts gegen die Summationstheorie beweist, da es sich im vorliegenden Fall um maximale Reizung handelt.

Bei der *faradischen* Reizung findet v. Frey, daß nach einer gewissen Latenzzeit ohne vorhergegangene primäre Empfindung „ein schwaches Brennen oder Jucken" auftrat. Erst bei verstärkter Reizung kam es zu sofortigen Wirkungen (Stechen, Schwirren) mit nachfolgender Schmerzempfindung. Er bezieht die verspätet auftretende Schmerzempfindung auf den langdauernden Auslösungsvorgang in den Schmerznerven, die sofortigen Wirkungen auf unmittelbare Reizung von Druck- bzw. Schmerznerven.

Nachprüfungen von Kohlrausch und Hoefer[4]), an denen ich mich beteiligt habe, ergaben folgendes:

[1]) Goldscheider, A. u. Hoefer: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 199, S. 308. 1923.
[2]) v. Frey: Zeitschr. f. Biol. Bd. 76. 1922; Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie Bd. 79, H. 1/3. 1922.
[3]) Grützner: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 58. 1894.
[4]) Kohlrausch u. Hoefer: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 205, S. 447. 1924.

An reinen, weitab vom nächsten Druckpunkt liegenden Schmerzpunkten wurden als Erfolg bei schwellenmäßiger elektrischer Prüfung beobachtet: Stechen, Jucken, Brennen, Schneiden; daneben aber auch ganz indifferente hauchartige und Berührungsempfindungen. Letztere traten sowohl bei Einzelreizen wie Reizserien auf, jedoch nur unmittelbar über der absoluten Schwelle; bei minimaler Reizverstärkung verschwanden sie und es trat an ihre Stelle eine der anderen Qualitäten (Stechen, Jucken usw.). Eine deutliche Latenz ($^1/_2$—$1^1/_2$ Sek.) war nur bei langen Reizserien und wenn die Empfindungen Jucken oder Brennen auftraten, zu beobachten; bei kurzen Reizen und der Empfindung „Stich" war eine Latenz nur angedeutet oder unmerklich. Näheres s. im Original.

Man hat für die Existenz spezifischer Schmerznerven auch die pathologisch vorkommende *isolierte Schmerzlähmung* bei Vorhandensein der Druckempfindung angeführt (Syringomyelie usw.); jedoch beweist dies weder das Vorhandensein eines gesonderten peripherischen Aufnahme- und Leitungsapparates noch eines spezifischen Sinnes. Die Schiffsche Lehre von der Umwandlung nicht schmerzhafter in schmerzhafte Erregungen im Rückenmarksgrau wird von Rothmann[1]) bestätigt (s. S. 191). Vielmehr sprechen diese pathologischen Beobachtungen gerade für die Bedeutung des grauen Anteils der Leitungsbahn für die Schmerzempfindung.

Bei senkrechtem Einstechen einer sehr feinen Nadel in die Haut kann man zahlreiche *analgetische* Punkte nachweisen, zu denen auch die Kälte- und Wärmepunkte gehören[2]). An schlaffen und dehnbaren Hautstellen finden sich solche Punkte in größerer Anzahl als an straffer Haut, und man kann dieselben dort sogar mittels stumpferer Nadeln nachweisen (s. oben).

Die schmerzleitenden Fasern sind mechanisch, thermisch, elektrisch erregbar. Die Reizbarkeit der Nervenenden ist jedoch bedeutend größer als die der Nervenfasern. An Stellen mit sehr dünner Oberhaut, wie Augenlider und Brustwarze, löst schon ein Wärmereiz von 42,5° Schmerz aus, während eine so geringe Erwärmung an der Nervenfaser keine merklichen Reaktionen hervorruft. Das gleiche gilt für mechanische und elektrische Reize.

Untersuchungstechnik.

Als Schmerzreize können mechanische, thermische, elektrische, chemische Einwirkungen verwendet werden. Für die mechanische Reizung ist es von Wichtigkeit, ob sie punktförmig (kleinflächig, Stich) oder breitflächig (Druck) ausgeführt wird. Im ersteren Fall genügen schon sehr kleine Drucke, um Schmerz zu erzeugen, besonders an den sog. Schmerzpunkten. Man benützt sehr feingespitzte Nadeln, evtl. unter dem Mikroskop abgeschliffene, oder v. Freysche geeichte Reizhaare. v. Frey[3]) empfiehlt *Stachelborsten*, d. h. Schweinsborsten, an deren Ende ein Stachel von Carduus acanthoides gekittet ist; die Borste wird nach Art eines Reizhaares an einem Holzgriff befestigt und mittels Wage auf ihre maximale Kraft geeicht. v. Frey benützt einen Satz von Borsten, der von $^1/_8$ g über $^1/_4$, $^1/_2$, 1 bis zu 2 g steigt.

Abb. 25. Stachelborste zur Messung von Schmerzschwellen bei kleinster Reizfläche. $^3/_4$ der natürl. Größe. Nach v. Frey.

Bei kleinsten Flächen ist die Schmerzerregung nicht mehr von Unterschieden der Fläche, sondern nur noch vom Druck abhängig, d. h. von der Kraft des Reizhaares (v. Frey, Thunberg).

[1]) Rothmann: Berlin. klin. Wochenschr. 1906, S. 50.
[2]) Goldscheider, A.: Ges. Abh. Bd. I, S. 124. Vgl. auch Blix (Zeitschr. f. Biol. Bd. 21. 1885) sowie Thunberg u. Alrutz.
[3]) v. Frey: Zeitschr. f. Biol. Bd. 63, S. 335. 1914.

Beim Aufsetzen der Nadel mit der Hand ist die Kraft und Geschwindigkeit des Eindrucks unkontrollierbar. Eine Abstufung ist dadurch zu ermöglichen, daß die Nadel an einer Spirale befestigt wird (Goldscheider).

Über thermische Schmerzerzeugung siehe Temperatursinn. Um bei bestehender Hyperalgesie Schmerz auszulösen, sind oft hohe Wärmegrade besser geeignet als mechanische Reize.

Die *chemische* Reizung der schmerzempfindlichen Nerven wird durch Benetzung der Haut mit Säuren, Alkalien, Menthol, Chloroform usw. ausgeführt.

Grützner[1]) untersuchte die chemische Reizbarkeit der Hautnerven, indem er an den Rückseiten der Finger oberflächliche Schnittwunden anbrachte, mit chemisch reizenden äquimolekularen Lösungen von Salzen, Säuren, Alkohol-Arten bepinselte und die Zeitdauer bis zum Auftreten von Schmerz beobachtete. In erwärmtem Zustande war die Reizwirkung stärker als in kaltem. Vielfach gibt Grützner auch unterschmerzliche Empfindungen an.

Lebermann[2]), ein Schüler v. Freys, hat versucht, die chemische Schmerzreizung mittels Auftropfen von Ameisen-, Essig-, Salzsäure auf die Haut für die klinische Sensibilitätsprüfung zu verwenden.

Schwelle der Schmerzempfindung.

Die Schwelle der Schmerzreize liegt höher als die der Druckreize. Behufs Schwellenbestimmung mittels kleiner, aber überpunktförmiger Flächen benutzt v. Frey[3]) folgende Vorrichtung: In einer als Führung dienenden Gabel läuft ein Messingstab, dessen unteres Ende sich zu einem zylindrischen Stift von 0,9 mm Durchmesser verjüngt; auf dieses können je nach Wahl kleine zylindrische Messingstiefel von 2—4 mm Durchmesser aufgesteckt werden. Das obere Ende des Stabes trägt einen flachen Teller zum Auflegen von Gewichten (vgl. Abb. 26).

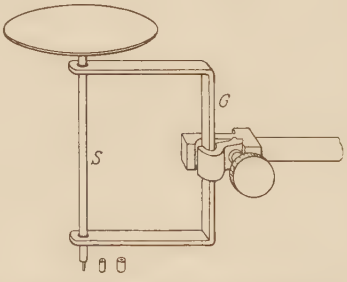


Abb. 26. Vorrichtung zur Schwellenbestimmung kleinflächiger Schmerzreize nach v. Frey.

Für kleinste Flächen (punktförmige Reize) verwendet v. Frey[3]) Reizhaare, z. B. zugespitzte Pferdehaare bzw. Stachelborsten (s. oben), die auf ihre Kraft geeicht und deren Fläche mittels Mikroskopes bestimmt ist.

Die Schwelle ist an den sog. Schmerzpunkten tiefer als an anderen Stellen der Hautoberfläche. Sie beträgt nach v. Frey etwa das Tausendfache der Druckpunktschwelle. Dies gilt aber nur für größere Flächen. Mit der Abnahme der Reizfläche gewinnt ein gegebener mechanischer Reiz relativ an Wirksamkeit für die Schmerzpunkte, derart, daß für sehr kleinflächige Reize die Schmerzschwelle tiefer liegen kann als die Druckschwelle.

Über die Thunbergsche Messung der Schmerzschwelle für Wärmereize s. Temperatursinn.

Für die elektrische Reizung zeigen die Schmerzpunkte gleichfalls eine niedrigere Schwelle als die anderen Hautpunkte.

Auch gegenüber chemischer Reizung ist die Schmerzschwelle oberhalb derjenigen für unterschmerzliche Hautempfindungen sowie derjenigen für Temperaturempfindungen gelegen. Bei Applikation von Chloroform und chloroformähnlichen Körpern, Eisessig usw., treten Kälte- und Wärme- sowie spannende, ziehende, unterschmerzlich brennende Empfindungen im allgemeinen

---

[1]) Grützner: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 58. 1894.

[2]) Lebermann: Münch. med. Wochenschr. Jg. 69, Nr. 36. 1922.

[3]) v. Frey: Abh. d. math.-phys. Kl. d. Kgl. sächs. Ges. d. Wiss. Nr. III. 1896. Sonderabdruck S. 248.

früher ein als Schmerz, obwohl die schmerzvermittelnden Nerven am oberflächlichsten liegen.

Der tieferen Schmerzempfindung kommt eine höhere Schwelle zu als der oberflächlichen.

Algesimetrie.

Schmerzmessungen sind mechanisch, thermisch, elektrisch und chemisch ausgeführt worden. Bei der mechanischen Algesimetrie hat man teils die cutane, teils die Schmerzhaftigkeit der tieferen Schichten zu messen gesucht, letzteres vornehmlich zu klinischen Zwecken. Die mechanische Schmerzmessung an der Haut beruht zum Teil auf dem Quetschen einer Hautfalte, zum Teil auf dem Eindrücken einer Nadelspitze in die Haut. Auf ersterem Prinzip beruht das Instrument von Björnström[1]), auf letzterem das von Moszutkowski[2]) sowie von Hess. Eine nähere Beschreibung der Apparate gibt Thunberg in Nagels Handb. d. Physiol Bd. III, S. 696.

Für klinische Zwecke sind verschiedene Algesimeter angegeben worden (z. B. von Boas zur Prüfung der Magenschmerzempfindlichkeit, von Bechterew für die Haut). Für spitze Reize hat Alrutz ein zweckmäßiges Algesimeter angegeben: eine Nadel wird mittels einer Spiralfeder, die von einer Hülse umgeben ist und deren Spannung abgelesen werden kann, gegen die Haut gedrückt[3]). Vgl. ferner die v. Freysche Vorrichtung (s. oben).

Lage der schmerzleitenden Nerven in der Haut.

Die schmerzempfindliche Nervenschicht der Haut, welche den hellen oberflächlichen Hautschmerz vermittelt, liegt an der Cutis-Epidermis-Grenze; wahrscheinlich dringen ihre Nervenendigungen in die tieferen Epidermislagen ein. Für die oberflächliche Lage dieser Nerven sprechen schon die Wärmeschmerzversuche von Thunberg[4]). Ferner die Untersuchungen von v. Frey mit seinen Schülern, besonders F. Hacker[5]). Es gelang durch Einreiben einer 5proz. Lösung von Cocain in Ölsäure eine ausschließliche Lähmung der oberflächlichen Schmerzempfindlichkeit herbeizuführen. Einführung von Cocain mittels Kataphorese lähmte die Schmerz- und Kälteempfindung. Mein Mitarbeiter Hahn fand bei einer Nachprüfung eine Erhöhung der Druckschwelle. Mittels Eisessig und Chloräthyl gelang es *mir* und Hoefer nicht, entgegen den Angaben v. Frey und Hacker, eine Aufhebung der Schmerzempfindlichkeit ohne Veränderung der Druckschwelle zu erzielen[6]). Das gleiche gilt für Anästhesierung der von der Epidermis entblößten Haut. Eigene Untersuchungen bestätigen die oberflächliche Lage der schmerzempfindlichen Schicht, welcher die Auslösung des „feinen Flachschmerzes" zukommt[7]).

Die Lederhaut und die tieferen Gewebe sind gleichfalls mit schmerzempfindlichen Nerven ausgestattet, die den „tiefen dumpfen" Schmerz zuleiten und identisch sind mit den tiefen druckempfindlichen Nerven. v. Frey meint, daß die schmerzvermittelnden Nerven mit den *frei endigenden* in den tiefen Lagen der Oberhaut identisch sind, wofür schon Funcke früher eingetreten ist. Es ist jedoch zweifelhaft, ob sich die Bedeutung der frei endigenden intraepithelialen

[1]) Björnström: Nova acta soc. scient. Upsala 1877. – Pacht: Über die cutane Sensibilität. Inaug.-Dissert. Dorpat 1879.
[2]) Moszutkowski: Nouv. iconogr. de salp. Bd. 11, S. 230. 1898.
[3]) Alrutz: Dtsch. Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. 34. 1908.
[4]) Thunberg: Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 11. 1901.
[5]) v. Frey u. F. Hacker: Würzburger Sitzungsber. 17. XII. 1914.
[6]) Goldscheider, A. u. Hoefer: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 199, S. 308. 1923.
[7]) Goldscheider, A.: Das Schmerzproblem. S. 13.

Nerven auf die „Schmerzpunkte" beschränkt, da sie viel zahlreicher als diese sind. Vielmehr entsprechen dieselben wahrscheinlich einer diffusen zentripetal leitenden Versorgung der Haut.

Auch für die freien Nervenendigungen muß man eine „molekulare Differenzierung" (Rollett) annehmen, weil ihr Erregungsschwellenwert viel geringer ist als derjenige der leitenden Nervenfasern.

Regionäre Schmerzempfindlichkeit der Haut.

Die Zahl der Schmerzpunkte wurde von v. Frey auf etwa das Achtfache der Zahl der Druckpunkte, d. h. etwa 100—200 auf 1 qcm bestimmt (am Handrücken und Arm).

An der Conjunctiva fand v. Frey eine geringere Dichte der Schmerzpunkte; eine sehr starke Empfindlichkeit und Dichtigkeit an den Lidern, dem Hals, der das Schlüsselbein bedeckenden Haut. An der Hohlhand findet v. Frey 100 bis 200 Druckpunkte auf den Quadratzentimeter; dem würden 800—1600 Schmerzpunkte entsprechen, was keinesfalls zutrifft. Vielmehr treten an den Tastflächen, so namentlich an den Fingerbeeren, die Schmerzpunkte gegenüber den Druckpunkten stark zurück; trotzdem ist die Schmerzempfindlichkeit dieser Teile, wenn man von dem Schutz durch die dicke Epidermis absieht, sehr groß.

Nach *meinen* Feststellungen geht die faradische Schmerzempfindlichkeit der Haut annähernd Hand in Hand mit der Temperaturempfindlichkeit und dürfte in Abhängigkeit stehen von dem örtlichen Nervenreichtum.

Björnström fand (s. oben) mittels seiner Kneifpinzetten, daß die Schwellenwerte an den verschiedenen Körpergegenden zwischen $^1/_2$ und 12 kg variieren. Über dicht unter der Haut liegenden Knochenprominenzen ist die Schmerzempfindlichkeit niedrig, ferner an den Beugefalten der Hand-, Ellenbogen- und anderer Gelenke.

Diese Ergebnisse stimmen nicht überein mit denjenigen von Moszutkowski (s. oben), nach dessen Untersuchungen die Schmerzempfindlichkeit vom Becken her nach den Extremitätenenden und dem Kopf hin zunimmt. Die dorsale Fläche des Körpers übertrifft an Schmerzempfindlichkeit die laterale, diese die ventrale. Stellen mit dicker Epidermis sind weniger empfindlich; dünne sowie über Gelenken und Knochen gelegene Haut ist gesteigert empfindlich. Ein Teil der Widersprüche erklärt sich vielleicht durch das unterschiedliche Verfahren. Im übrigen spielt der regionäre Nervenreichtum eine bestimmende Rolle, ähnlich wie beim Temperatursinn, derart, daß die Schmerzempfindlichkeit dort zunimmt, wo ein sensibler Nerv mit seinen Verästelungen in die Hautsinnesfläche eintritt und nach den Grenzen seines Ausbreitungsbezirks hin wieder abnimmt. An den Intercostalgebieten, dem Abdomen, dem Gesicht, läßt sich dies deutlich nachweisen.

Von Interesse sind in diesem Zusammenhange die Untersuchungen von Veress über die topographische Verbreitung des Temperaturschmerzes (s. Temperatursinn). Gewisse Gegenden des Körpers sollen nur Schmerzempfindlichkeit bei fehlender Druckempfindung besitzen (Conjunctiva, Cornea usw.), Teile der Mundschleimhaut schmerzfrei sein bei vorhandener Druckempfindlichkeit. Vgl. hierüber oben.

Faradische Bestimmungen der regionären Schmerzempfindlichkeit liegen von Borchardt vor. Die nicht bedeutenden Differenzen der Werte sind zum Teil wenigstens durch die verschiedenen Epidermiswiderstände bedingt. Tschiriew und de Watteville[1]), welche in den sekundären Stromkreis einen sehr großen Widerstand einführten, fanden keine örtlichen Unterschiede der Schmerzempfindlichkeit. Über örtliche Unterschiede des *thermischen* Schmerzes s. Temperatursinn.

Tiefenschmerz.

Beim Druck auf die tieferen Gewebsschichten sprechen gewisse Stellen mit erhöhter Schmerzhaftigkeit an, welche identisch sind mit den von Valleix bei Neuralgie beschriebenen Druckpunkten. Ihre Lage entspricht den größeren Nervenstämmen und den kleineren subcutanen Nervenzweigen, wo dieselben dem Fingerdruck gut erreichbar sind[2]). Sie zeichnen sich durch folgende Merk-

[1]) Tschiriew u. de Watteville: Brain Bd. 2. 1879.
[2]) Goldscheider, A.: Dtsch. med. Wochenschr. Bd. 49. Nr. 26. 1923.

male aus: Ihre Schmerzschwelle (mechanische wie elektrische) ist wesentlich niedriger als diejenige anderer Stellen der Körperdecke; der Schmerz ist von eigenartiger Qualität (dem neuralgischen ähnlich) und hinterläßt bei genügender Stärke und Dauer des Druckes eine längere Nachempfindung. Auch der unterschwellige Druck erzeugt an diesen Stellen eine Empfindung von besonderer Art (ziehend, spannend, hell, tief lokalisiert). Die Schmerzhaftigkeit dieser Nervendruckpunkte beruht auf den Nn. nervorum.

Schmerzqualitäten.

Hahnemann unterschied 73, Georget 38, Renauldin 12 Arten des Schmerzes[1]). Daß den mannigfaltigen Schmerzqualitäten, die wir durch Hinzufügung von Attributen wie stechend, bohrend, schneidend, spannend, klopfend usw., zu bezeichnen pflegen, spezifische Nerven entsprechen, welche ausschließlich die eine oder andere Art von schmerzhafter Empfindung zuleiten, ist nicht anzunehmen. Immerhin steht fest, daß die Schmerzempfindung inhaltlich nicht überall die gleiche ist, sondern gewisse, von der Örtlichkeit abhängige qualitative Färbungen erkennen läßt. So ist an der Haut der oberflächliche „helle" und der tiefere „dumpfe" Schmerz zu unterscheiden. Ferner zeigt der Muskelschmerz und der durch Reizung eines Nervenstammes örtlich enstehende Schmerz eine besondere Qualität, welche identisch ist mit der pathologischen Myalgie und Neuralgie. Auch dem visceralen Schmerz kann man eine besondere Qualität zuerkennen. Ganz ähnliche Unterschiede finden sich auch bei den Druckempfindungen; der helle und dumpfe Hautschmerz entspricht der hellen oberflächlichen Berührungs- bzw. der dumpfen Tiefendruckempfindung. Ebenso zeigen die durch Druck auf die Muskeln oder Nerven bzw. durch elektrische Reizung dieser Gebilde entstehenden unterschmerzlichen Empfindungen eine ganz entsprechende Färbung. Die sonstigen Qualitäten des Schmerzes lassen sich nach drei Klassen ordnen, insofern die Verschiedenheiten bedingt sind 1. durch die Beimischung von besonderen Sinnesempfindungen (Kälte-, Wärmeschmerz, Spannungs-, Krampf-, Druckschmerz usw.); 2. durch die Begrenzung bzw. Ausbreitung des Schmerzes; 3. durch den zeitlichen Wechsel des Erregungsvorganges [klopfende, anschwellende usw. Schmerzen[2])]. Die pathologisch vorkommenden, äußerst mannigfaltigen Schmerzen dürften sich im ganzen auf Kombinationen dieser Beziehungen zurückführen lassen. Eine wesentliche Bedeutung kommt dabei noch der Irradiation zu. Rolletts Versuch, einen spezifischen Kälte- und Wärmeschmerz aufzustellen, kann nicht als geglückt angesehen werden (vgl. Temperatursinn).

Reizvorgang bei mechanischer Schmerzerregung.

Nach v. Frey kann die erregende Wirkung der mechanischen Reize auf die schmerzvermittelnden Nerven nur auf dem Wege eines chemischen Zwischenprozesses gedacht werden, da bei andauernden Deformationen die Schmerzempfindung, schwächste Reize ausgenommen, andauernd sei, konstante Deformation aber für den Nerv kein konstanter Reiz sei. v. Frey denkt an das Auspressen von Flüssigkeit aus der Zelle in die Intercellularsubstanz und die dadurch bedingte Änderung der Zusammensetzung der in dieser vorhandenen Flüssigkeit. Es kann aber auch durch die Druckwirkung auf die Nervenendigung und ihre unmittelbare Umgebung direkt eine Konzentrationsänderung der an sie unmittelbar angrenzenden Schicht bedingt werden.

[1]) Mantegazza: Fisiologia del dolore. 1880.
[2]) Erb: Krankheiten der peripheren Nerven. 1874.

Bei länger dauernder Quetschung einer Hautfalte erlischt schließlich der Schmerz infolge Auspressens der Gewebsflüssigkeit. Außerdem kommt eine Gewöhnung an Druckschmerz vor (Anpassung).

Reaktionszeit.

Die Reaktionszeiten der Schmerzempfindung sind größer als die der Druckempfindung. Sonnenstein[1]) fand sie im Mittel = 0,375 Sekunden. Ob die Verzögerung, welche den zwischen Reizeinwirkung und Auftreten der Empfindung ablaufenden Vorgang betrifft, zentral (Summation) oder peripherisch (Verlängerung des Auslösungsvorganges) bedingt wird, ist strittig. Vgl. darüber oben. Thunberg gibt für die thermische Schmerzreizung an, daß die primäre Schmerzempfindung eine Reaktionszeit von 0,4, die sekundäre eine solche von 1,3 Sekunden zeigt. Bei den Untersuchungen von Gad und Goldscheider (s. oben) hatte sich ergeben, daß die Latenzzeit zwischen der elektrischen Reizreihe und der Schmerzempfindung 0,9 Sekunden betrug, und daß dieselbe bei der mechanischen Reizung ganz oder nahezu denselben Wert hatte; von der Fußsohle aus beträgt die Latenzzeit 0,4—0,5 Sekunden mehr. Die Übereinstimmung mit dem von Thunberg für die thermische Reizung gefundenen Wert ist bemerkenswert. v. Frey fand bei Schwellenreizen verschiedene und zum Teil sehr lange Latenzzeiten.

Schmerzleitungsbahn.

Die Schmerzempfindung wird durch Bahnen geleitet, welche in der hinteren und vorderen Commissur, vorwiegend in der letzteren (Petrén), nach der anderen Seite kreuzen und dann im kontralateralen Hinter- und Seitenhorn zu finden sind. Von hier aus scheint auch isolierte Schmerzlähmung ohne Temperatursinnstörung vorkommen zu können. Im weiteren Verlauf finden sich die Bahnen für Schmerz- und Temperaturempfindung wieder vereinigt in den Seitensträngen, besonders im Gowersschen Bündel bzw. in der Nachbarschaft. Es sind Fälle von ausschließlicher Schmerz- und Temperatursinnlähmung bei einem umschriebenen Seitenstrangherd beschrieben (Lloyd, Henneberg, Dejerine, Thomas, Lewandoswki u. a.). Zweifelhaft ist es, ob es eine Kette von kurzen Bahnen gibt, die immer wieder zur grauen Substanz zurückkehren, oder eine Bahn, die erst in der Medulla oblongata unterbrochen und dann in eine Thalamusbahn umgeschaltet wird. Nach Karplus und Kreidl[2]) (Hemisektion bei Katzen) findet die Schmerzleitung weniger in langen Bahnen als vielmehr vorwiegend in der grauen Substanz selbst statt. Für die Bedeutung der grauen Substanz sprechen auch Untersuchungen von Rothmann[3]) (Schmerzempfindung beim Hunde nicht völlig erloschen nach Durchschneidung beider Seitenstränge in der Höhe des mittleren Brustmarks, beider Hinterstränge im oberen Halsmark und beider Vorderstränge ebendort [Bestätigung von Brown-Séquard und Schiff gegenüber Woroschiloff, Bechterew und Holzinger]). In der Medulla oblongata kommt Dissoziation zwischen Schmerz- und Temperaturempfindung vor. Bei cerebralen Herden vom Thalamus aufwärts ist isolierte Lähmung der Schmerzempfindung nicht beobachtet worden. Die Frage eines *Schmerzzentrums* ist noch nicht gelöst. Nach H. Munk[4]) müßte man sich dasselbe in der gleichen Gehirnregion, welche die sensiblen Zentren enthält, gelegen denken (hintere Zentralwindung, Scheitellappen?). Nach der Ausschaltung der betreffenden

[1]) Sonnenstein: Inaug.-Diss. Gießen 1920.
[2]) Karplus u. Kreidl: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 158, S. 275. 1914.
[3]) Rothmann: Berlin. klin. Wochenschr. 1906, S. 50.
[4]) Munk, H.: Über die Funktionen von Hirn und Rückenmark. 1909.

Extremitätenregion ist die Schmerzempfindung sehr stark herabgesetzt; allmählich tritt eine unvollkommene Wiederherstellung ein (Eintreten anderer Rindenteile?).

Wirkung der Schmerzreize auf den Organismus.

Schmerzauslösender Druck kann nach Mannkopff[1]) die Pulsfrequenz steigern. Nach Rumpf kommt außer Steigerung auch primäre Verlangsamung mit sekundärer Steigerung, Verkleinerung des Pulses, Unregelmäßigkeit desselben, ferner Cyanose des Gesichts, Schweißausbruch, Senkung bzw. Erhöhung des Blutdruckes vor[2]). Schon Potain[3]) hatte bei schmerzhaften Leiden Synkope, Herzpalpitationen usw. beobachtet. Blutdrucksteigerung von schmerzhaften Druckpunkten aus haben auch Bing[4]) und H. Curschmann[5]) festgestellt; Senkungen sind viel seltener. In Tierversuchen hatten Grützner und Heidenhain[6]) teils keine, teils erniedrigende, teils erhöhende Wirkung auf den Blutdruck gefunden. Bei schmerzhaften Anfällen im Gebiet des Abdomens sah Pal[7]) Gefäßkrisen mit Blutdrucksteigerung.

Heftige Schmerzen beeinflussen auch die Atmungstätigkeit in verschiedener Weise: Beschleunigung, Vertiefung, exspiratorisches Pressen, Atmungsstillstand. Es handelt sich hierbei zum Teil um reflektorische Wirkungen, zum Teil um willkürliche Muskelanspannungen, wie sie ausgeführt werden, um den Schmerz durch andere Empfindungen zu verdunkeln (s. unten), wobei auch der motorische Impuls ähnlich wie bei Affekten entladend wirken dürfte. Unter den Wirkungen des Schmerzes auf die vegetativen Nerven ist auch die auf die Gefäßnerven (Verengerung, Erweiterung), die Arrectores pilorum, die Pupille (Erweiterung) hervorzuheben. Die reflektorische Wirkung auf die quergestreifte Muskulatur spricht sich in der örtlichen (sog. Abwehrspannung als klinisches Symptom) oder verbreiteten Contractur, in Konvulsionen, Zittern, andererseits in Bewegungshemmung aus.

Sehr starker Schmerz kann zu Ohnmacht und Kollaps, auch Verwirrung der Gedanken und Delirien führen.

Ein örtlicher Schmerz kann durch einen anderen gemildert oder verdrängt werden (Duobus doloribus simul obortis unus obscurat alterum). Nach Goldscheider[8]) wird der durch eine Hautklemme erzeugte Schmerz selbst durch schwache Hautreize (Streichen, Kitzeln) etwas verdunkelt, falls letztere in der Nähe der Klemme ausgeführt werden, während mit der Entfernung die Wirkung mehr und mehr zurücktritt. Ebenso wirken nahe thermische, besonders Kältereize, sowie Muskelmassage. Befindet sich der Schmerzreiz am Unterarm, so hat kräftiges Zusammenballen der gleichseitigen, in viel geringerem Maße der gegenseitigen Hand eine Abschwächung der Schmerzempfindung zur Folge. Bringt man nicht allzu weit von der Klemme eine zweite an, welche größeren Schmerz erzeugt, so wird die erste Schmerzempfindung nahezu ausgelöscht. Die Wirkung nimmt mit der Entfernung ab. Befestigt man die Klemme an symmetrischen Punkten beider Arme, so ist kaum eine Abschwächung der einen Empfindung durch die andere zu bemerken. Wenn der durch eine Klemme bewirkte Schmerz durch eine zweite in der Nähe angebrachte überlagert worden ist, so tritt derselbe sofort wieder stärker hervor, sobald die zweite Klemme gelöst wird. Der proximal von der ersten Schmerzquelle angebrachte Reiz wirkt stärker verdunkelnd als der distal applizierte. Diese Beziehungen lassen erkennen, daß es sich jedenfalls nicht allein um psychische Wirkungen handelt.

II. Schmerztheorie.

Der Schmerz ist nicht identisch mit einem Unlustgefühl, wie es alle Empfindungen begleiten kann; im Gebiete des Gesichts-, Gehörs-, Geschmacks-, Geruchs- und Temperatursinnes gibt es keinen Schmerz, vielmehr lediglich im Bereich des Gefühlssinnes. Die ältere Anschauung geht dahin, daß die „Gefühlsnerven" schmerzhaft erregt werden, wenn die Reizung ein gewisses Maß über-

[1]) Mannkopff: Berlin. klin. Wochenschr. 1885.

[2]) Rumpf: Münch. med. Wochenschr. 1907, Nr. 4. Vgl. Brasch u. Guthmann: Fortschr. d. Med. 1900, Nr. 4.

[3]) Potain: Dictionn. des sciences méd. Bd. 30, S. 465. 1884.

[4]) Bing: Berlin. klin. Wochenschr. 1906, Nr. 36; Med. Klinik 1907, Nr. 5.

[5]) Curschmann, H.: Münch. med. Wochenschr. 1907, Nr. 42.

[6]) Grützner u. Heidenhain: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 16, S. 1. 1898.

[7]) Pal: Gefäßkrisen. Wien 1902.

[8]) Goldscheider, A.: Über Schmerz und Schmerzbehandlung. Zeitschr. f. physik. u. diätet. Therapie Bd. 19. 1915.

schreitet. Einige ältere Autoren meinten, daß dem Schmerz eine besondere Art, eine Modifikation bzw. Perversion der Nervenerregung zugrunde liege (Griesinger, Hasse, Vanlair, Spring u. a., in neuerer Zeit Gussenbauer). Alle jene Anschauungen, nach welchen es sich um einen Angriff auf die Nervenfasern selbst (Semi Meyer), nicht auf die Endorgane, um eine Desorganisation der Nervensubstanz [Richet[1])], um eine Schädigung des Körpers (neuerdings wieder von Strümpell vertreten) handle, sind hierher zu rechnen. Nach Oppenheimer vermitteln die vasomotorischen Nerven die Schmerzempfindung. Strümpell ist geneigt, die gesamte Schmerzempfindlichkeit, auch der Haut, dem Sympathicus zuzuschreiben.

Die Frage der spezifischen Schmerznerven wurde von Frédéricq aufgeworfen, während Richet ihm gegenüber die spezifischen Nerven ablehnte, aber ein spezifisches Zentrum annahm. Die Kontroverse zwischen Richet, Frédéricq, Lombroso und Tissié findet sich in der Revue scientifique Bd. 6, S. 225, 713, 816. 1896; Bd. 8, S. 402. 1897.

Die von v. Frey und seiner Schule vorgebrachten Beweise für die Existenz spezifischer Schmerznerven und eines eigenen Schmerzsinnes sind nicht entscheidend. Nach Goldscheider ist der Schmerz eine Qualität innerhalb der Gruppe von Sinnesempfindungen, die durch den auf mechanische Reize eingestellten sensiblen Nervenapparat vermittelt werden. Es spricht manches dafür, daß der Schmerz seine Entstehung einem durch den Reiz gesteigerten Erregbarkeitszustand verdankt (mittelbare Empfindung). Unzweifelhaft ist die bei Reizung der sog. Schmerzpunkte entstehende Empfindung eine eigenartige, die sich von derjenigen anderer Hautpunkte auch bei unterschmerzlicher Erregung unterscheidet. Sie ist fein stechend, in besonderem Maße juckend, anschwellend und irradiierend. Aber die Schmerzpunkte sind weder die einzigen schmerzvermittelnden Nerven der Haut, noch entbehren sie der unterschmerzlichen Empfindung. Wenn man das durch sie ausgelöste Jucken auch als dem Schmerz nahestehend bezeichnen kann, so ist doch Jucken immerhin kein Schmerz. Bezüglich der schmerzvermittelnden Nerven der Cutis und der tieferen Gewebe fehlt jede Möglichkeit, sie von den druckempfindungvermittelnden zu trennen.

Wenn es keinen besonderen Schmerzsinn gibt, so wäre weiter zu fragen, ob der Schmerz als ein Gefühlston der Druckempfindung anzusehen ist, zu welcher er etwa in einem ähnlichen Verhältnis stehen würde wie der unangenehme Gefühlston zu einer Geruchsempfindung. Ohne auf die in die allgemeine Sinnesphysiologie gehörige Frage der Beziehung der Gefühle zu den Empfindungen näher eingehen zu wollen, sei hier nur kurz auf die wichtige Lehre von C. Stumpf[2]) von den Gefühlsempfindungen verwiesen, nach welcher die Gefühlstöne selbst Empfindungen sind. Diese Theorie ist ganz unabhängig davon, ob es für den Schmerz einen eigenen Receptions- und Leitungsapparat gibt, da die Gefühlsempfindung ebenso durch zentrale Mitempfindung zustande kommen kann. Der Schmerz ist sicherlich kein bloßer Gefühlston, sondern eine Empfindung und kann daher als eine dem sensiblen System zugehörige Gefühlsempfindung im Sinne der Stumpfschen Lehre angesehen werden. Gegen die Bezeichnung Schmerz*sinn* ist das Bedenken zu erheben, daß Schmerz nicht objektiviert wird. Die von v. Kries[3]) hierfür beigebrachten Beobachtungen sind nicht überzeugend.

III. Viscerale Schmerzempfindlichkeit.

Die Angaben über die Empfindlichkeit des Sympathicus divergieren seit jeher. Magendie sprach dem Gangliensystem jede Empfindlichkeit für mechanische Reize ab. Ebenso Bichat, Haller, Reil, Lobstein, Dupuy u. a. Wutzer

[1]) Richet: Recherches expér. et clin. sur la sensibilité. Paris 1877.

[2]) Stumpf, C.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg., Abt. I, Bd. 44, S. 1. 1907 u. Bd. 75, S. 1. 1915.

[3]) v. Kries: Allgemeine Sinnesphysiologie. 1923, S. 21ff.

konnte bei Hunden durch mechanische Reizung der Lumbalganglien keinen, durch elektrische Reizung dagegen heftigen Schmerz erzeugen. Langley[1]) hält eine afferente Reizleitung in einem für das autonome Nervensystem spezifischen Nerven nicht für erwiesen; allerdings sind in dieser Hinsicht von ihm nur histologische Tatsachen aufgedeckt worden, daß nämlich Durchtrennung der hinteren Wurzeln nicht zur Degeneration von autonomen Fasern in den rami communicantes führt. C. Meyer, Joh. Müller, Gianuzzi, Budge, in neuerer Zeit E. Peiper, Lewin und Boer traten auf Grund von Experimenten *für* die Schmerzempfindlichkeit des Sympathicus ein. Am konstantesten wurde der Splanchnicus major schmerzempfindlich gefunden (Ludwig und Cyon u. a.).

Die Widersprüche finden ihre Lösung durch die Versuchsbedingungen. Wenn nämlich die Ganglien des Sympathicus einige Zeit hindurch der Luft ausgesetzt oder andauernd gereizt wurden, so stellte sich eine zunehmende Schmerzempfindlichkeit ein (Wutzer, Flourens, Brachet, Valentin, Longet). Ein ähnliches Ergebnis hatten die Untersuchungen von Guinard und Tixier, welche eine beständige Zunahme der Reflexempfindlichkeit des Peritoneums (gemessen am Puls, Blutdruck, Herz, Atmung) nach der Bloßlegung der Eingeweide und eine erhebliche Verstärkung der Empfindlichkeit bei erkranktem Peritoneum fanden[2]). Ein ähnliches Ergebnis hatten die Versuche von Buerger und Churchmann[3]): Bei gesunden Hunden konnte weder durch die Exstirpation noch durch die elektrische Reizung der sympathischen Ganglien im Abdomen Schock hervorgerufen werden; wohl aber nicht bloß Schock, sondern sogar Tod, sobald durch Terpentin eine Peritonitis erzeugt war. Der Vagus wurde von den meisten Untersuchern schmerzunempfindlich gefunden; so neuerdings auch von M. Buch[1]). Es scheint, daß er dort, wo er Empfindlichkeit zeigt, dieselbe sympathischen Fasern verdankt. Nachdem Bier[4]) schon 1897 darauf hingewiesen hatte, daß bei Magen- und Darmoperationen, sofern nicht Verwachsungen zu lösen waren, keine Empfindlichkeit erkennbar war, stellte Lennander[5]), gleichfalls auf Grund von Beobachtungen bei Operationen ohne Narkose, den Satz auf, daß alle Organe, welche nur vom N. sympathicus oder N. vagus, nach dem Abgang des N. recurrens, Nerven erhalten, keinen der bekannten Gefühlssinne: Schmerz-, Druck- Kälte- und Wärmesinn besitzen. Die klinisch im Bereich der betr. Organe zu beobachtenden Schmerzen rühren vielmehr davon her, daß in irgendeiner Weise die mit *spinalen* Nerven versehene Pleura parietalis und Peritoneum parietale in Mitleidenschaft gezogen werden. Seine Beobachtungen wurden von Wilms[6]) und anderen Chirurgen bestätigt, während Meltzer und Kast[7]) bei Hunden und Katzen an normalen Bauchorganen Schmerzempfindlichkeit fanden, die im Entzündungszustande erhöht usw. Sie beziehen die gegenteiligen Behauptungen darauf, daß die Cocainanwendung, auch nur zur Eröffnung der Bauchdecken, die Schmerzempfindlichkeit beeinträchtige. Die Meltzer-Kastschen Versuche sind zum Teil bestritten, zum Teil bestätigt worden. So fand Ritter[8]) bei Hunden deutliche Schmerzempfindlichkeit der Bauchorgane, besonders an den Gefäßen, sah auch beim Menschen in 2 Fällen ohne Narkose Schmerzgefühl des Darmes.

---

[1]) Langley, in Asher-Spiro Bd. II, S. 872. 1903.

[2]) Näheres und Literaturangaben s. bei M. Buch: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1901.

[3]) Buerger u. Churchmann: Mitt. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. Bd. 16. 1906.

[4]) Bier: Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 147. 1897.

[5]) Lennander: Mitt. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. Bd. 15. 1905 und 16. 1906. Dtsche. Ztschr. f. Chir. Bd. 73.

[6]) Wilms: Dtsch. Zeitschr. f. Chir. Bd. 100. 1909.

[7]) Meltzer u. Kast: Berlin. klin. Wochenschr. 1907; Mitt. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. Bd. 19. 1909.

[8]) Ritter: Zentralbl. f. Chir. 1908, S. 20; Arch. f. klin. Chir. Bd. 90. 1909.

Boruttau und Braun[1]) bestätigten am Hund, daß der Darm gegen mechanische und elektrische Reize sensibel ist. Propping[2]) kam zu ähnlichen Ergebnissen wie Ritter. Alfred Neumann[3]) fand am Frosch, daß durch Reizung der Eingeweide bei sorgfältiger Vermeidung von Zerrung der Mesenterien bzw. der Aufhängebänder und des Peritoneum pariet. Reflexbewegungen zu erzielen sind, die nach Durchschneidung des N. splanchnicus aufhören. Auch der Lungenvagus scheint sensible Fasern zu führen. Den auf eine gewisse Strecke vom Mesenterium entblößten Darm fand Neumann sensibel; die Empfindlichkeit schwand nach Entfernung der oberflächlichen, die Quermuskelschicht bedeckenden Längsmuskulatur (Auerbachscher Plexus). Um den Einfluß der Anästhesierung auszuschalten, durchschnitt Kappis[4]) in einer Voroperation die sensiblen Nerven der Bauchwand durch zwei parallel zum Rippenbogen geführte Schnitte. Nach diesem Autor sind die visceralen Organe selbst meist empfindungslos. Das viscerale Blatt des Peritoneums, das große und kleine Netz enthalten im Gegensatz zu Lennander druck- und schmerzempfindliche Nerven, welche durch die Splanchnici sowie durch die Rami communicantes des 1.—3. Lumbalnerven geleitet werden. Dies wird durch Tierexperimente [Neumann[5]) Kappis, V. Hoffmann[6])] und durch den Erfolg der Anästhesierung des Splanchnicus bei Operationen bewiesen. Die sensiblen Nerven begleiten die Gefäße, deren Schmerzhaftigkeit bei Unterbindung im Mesenterialgebiet schon Bier nachgewiesen hatte. Die Schmerzen bei Magen- und Darmkrämpfen bezieht Kappis auf Zerrung der Gefäße, des Netzes und Mesenteriums; Nothnagel[7]) auf die örtliche Anämie.

Die relativ geringe Schmerzhaftigkeit des visceralen Blattes des Peritoneums erklärt V. Hoffmann durch die geringe Zahl der schmerzleitenden sympathischen Fasern. Es ist immerhin noch fraglich, ob die schmerzvermittelnden Fasern der Splanchnici sympathische oder cerebrospinale sind. Walter Lehmann[8]) schließt aus Versuchen am Hunde, daß die sensiblen Fasern des Splanchnicus durch die Rami commun. und vorderen Wurzeln zum Rückenmark ziehen; die Frage ist noch nicht spruchreif. Ob der Krampf der muskulösen Hohlorgane als solcher oder durch Zerrung der serösen Überzüge Schmerz auslöst, steht noch in Diskussion. Meyer[9]) und Breslauer-Schück[10]) fanden, daß örtliche Aufblähung des Darmes nur dann Schmerz erzeugt, wenn der Mesenterialansatz beteiligt ist. Überdehnung der Gallenblase ist schmerzlos. Chlorbariumbetupfung des Darmes erzeugt krampfartige Kontraktion, die beim Tier nicht schmerzhaft sei. Dagegen fanden Brüning und Gohrbandt[11]), welche mechanische und chemische Reize auf die Darmschleimhaut brachten, daß die krampfhafte Kontraktion als solche Schmerz auslöst. Schmerzhafter Darmkrampf durch Bepinseln mit 10proz. Chlorbarium konnte mittels Infiltration der Gegend des Ganglion coeliacum mit Nicotinlösung

[1]) Boruttau u. Braun: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 24. 1911.
[2]) Propping: Bruns' Beitr. z. klin. Chir. Bd. 63. 1909.
[3]) Neumann, A.: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 24/25. 1911.
[4]) Kappis: Mitt. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. Bd. 26. S. 512. 1912; Med. Klinik 1920, S. 409.
[5]) Neumann: Mitt. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. Bd. 26. 1912; Zentralbl. f. Physiol. Bd. 24, 25 u. 26. 1911/12.
[6]) Hoffmann, V.: Mitt. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. Bd. 32. 1920; Dtsch. med. Wochenschr. Jg. 46. 1920.
[7]) Nothnagel: Wien. klin. Wochenschr. 1893, S. 833; Zentralbl. f. Pathol. Bd. 5, S. 763. 1894; Arch. f. Verdauungskrankh. Bd. 11, S. 117. 1905.
[8]) Lehmann, W.: Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 12, H. 6. 1921; Berlin. klin. Wochenschrift 1920, S. 51.
[9]) Meyer: Dtsch. Zeitschr. f. Chir. Bd. 142. 1917.
[10]) Breslauer-Schück: Bruns' Beitr. z. klin. Chir. Bd. 121, S. 301. 1921.
[11]) Brüning u. Gohrbandt: Berlin. klin. Wochenschr. 1921, Nr. 49. Ebenso Fröhlich und Meyer: Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 29. S. 88. 1922.

aufgehoben werden [Brüning und Gohrbandt[1])]. Bei der Nachprüfung dieser Versuche konnte Schilf[2]) nicht bestätigen, daß es afferente Fasern gibt, welche durch Nicotinbehandlung des Plexus coeliacus leitungsunfähig werden.

Hiernach ist die Frage, ob die pathologischen Schmerzen der Bauchorgane nur durch cerebrospinale oder auch durch sympathische Nerven vermittelt werden (muskulöse Hohlorgane, viscerales Peritoneum, insbesondere dessen Gefäße) noch nicht als gelöst zu betrachten.

Daß mechanische und elektrische Reize keine Schmerzempfindungen an den Organen selbst (außer an den Gefäßen) auslösen, kann damit zusammenhängen, daß diese Reize doch nicht den pathologischen gleichzusetzen sind, und daß es zum Schmerz erst kommt, wenn infolge des krankhaften Reizzustandes eine abnorme Erregbarkeit der zentripetalen Nerven herbeigeführt ist [Goldscheider[3])]. Sehr auffällig ist z. B. die Überempfindlichkeit des kranken Magens, der Blase, die außerordentlich große Schmerzhaftigkeit der Darm- und Nierensteinkoliken, welche kaum anders als durch eine Umstimmung der Nerven bzw. der zentralen (spinalen) grauen Substanz zu erklären sein dürfte.

Schmerzen der einzelnen Organe.

Die *Lunge* selbst ist unempfindlich, ebenso die viscerale Pleura; dagegen die parietale (costale und diaphragmatische) schmerzhaft [L. R. Müller[4]), Hoffmann[5])]. Der Kehlkopf und die gröberen Luftwege sind schmerzempfindlich. Die *Herzmuskulatur* ist gegen Verletzungen und Entzündungsreize unempfindlich, dagegen schmerzhaft bei akuter Anämie (Gefäßkrampf [?], sympathische Fasern?). Endo- und Perikard unempfindlich.

Die bei *Magenerkrankungen* vorkommenden Schmerzen sind teils durch krampfhafte Kontraktionen, teils durch Reizung des serösen Überzuges (penetrierendes Geschwür) bedingt.

Ähnlich liegen die Verhältnisse beim *Darm*. Der Enddarm zeigt wie die Speiseröhre eine wohl durch cerebrospinale Nerven vermittelte Empfindlichkeit, welche unter Umständen bis zum Schmerzhaften gehen kann (Tenesmus).

Die *Speiseröhre* ist durch Druck, Temperaturen, chemische Reize und Elektrizität reizbar und bei starken Reizen schmerzempfindlich. Die Sensibilität wechselt individuell und ist im ganzen geringer als die der Haut [Becher[6])].

Die *Lebersubstanz* ist unempfindlich. Die Leberkapsel kann unter pathologischen Verhältnissen schmerzhaft sein. Der Leberhilus ist schmerzempfindlich.

Die *Gallenblase* ist im normalen Zustande unempfindlich, der Cysticus enthält schmerzleitende Nerven.

Die *Niere* ist im normalen Zustande unempfindlich. Die Schmerzhaftigkeit bei Nierenbeckenerkrankung und Steinkolik, auch bei akuter Schwellung und Embolie scheint durch den Sympathicus vermittelt.

Die Schmerzen der *Harnblase* sind durch Kontraktionen bedingt (auch der Blasendehnungsschmerz). Der Blasenschleimhaut kommt eine gewisse Sensibilität zu, welche nicht bloß Schmerz, sondern auch eine unterschmerzliche Druckempfindung, durch die sich füllende Blase bedingt, zuleitet [L. R. Müller[7])].

[1]) Brüning u. Gohrbandt: Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 36. S. 164. 1923.
[2]) Schilf: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 208, S. 535. 1925.
[3]) Goldscheider, A.: Dtsch. Zeitschr. f. Chir. Bd. 95. 1908.
[4]) Müller, L. R.: Mitt. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. Bd. 18. S. 600. 1908.
[5]) Hoffmann: Mitt. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. Bd. 32. 1920.
[6]) Becher: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg., I. Abt., Bd. 49. S. 341. 1908.
[7]) Bezüglich näherer Angaben vgl. L. R. Müller: Die Lebensnerven. 2. Aufl. J. Springer. 1924.

Galvanische Reizung bereitet Schmerz. Bei Blasenektopie werden gröbere Berührungen empfunden, elektrische Reizung ist schmerzhaft[1]).

Der *Wehenschmerz* wird gleichfalls wahrscheinlich durch die Kontraktionen, nicht durch die Zerrung der spinalen Nerven des Beckenbindegewebes (Lennander) ausgelöst.

Bei einem Teil der Fälle von visceralen Erkrankungen kommt es außerdem noch zur Ausbildung einer hyperalgetischen Headschen Zone.

Die Lokalisation der durch die spinalen Nerven vermittelten Eingeweideschmerzen (parietales Blatt des Peritoneum, Harnblase, Rectum) ist eine zutreffende, während die sympathischen Schmerzen zum Teil irrtümlich, bei Baucherkrankungen oft zu hoch (im Epigastrium) lokalisiert werden.

Die *Blutgefäße* lassen keine Empfindlichkeit der Innenhaut bei Injektion kalter, warmer oder chemisch reizender Lösungen erkennen. Dagegen ist das periadventitielle Gewebe chemisch schmerzhaft zu erregen. Auch der Adventitia selbst kommt eine Schmerzhaftigkeit zu. Die Ligatur der Arterien ist schmerzhaft (perivasculäres Gewebe), der Venen nicht. Inwieweit die in der Gefäßwand gelegenen nervösen Elemente Beziehungen zur Sensibilität haben, ist nicht entschieden[2]). Krampfartige Kontraktion und künstliche Dehnung der Arterien durch Injektion von Flüssigkeit erzeugt Schmerz[2]).

Joh. Müller, Valentin, Colin, Bier u. a. fanden die Umschnürung der Eingeweidearterien schmerzhaft, während dies für die Gefäße der Extremitäten und Rumpfwand nicht zu gelten schien (Haller); dagegen wurde klinisch das Vorkommen von Gefäßschmerzen von Laenec u. a. behauptet. Die Schmerzen der Arteriosklerotiker sind zum Teil Gefäßschmerzen; die erkrankten Arterien können auch gegen Druck schmerzhaft sein [Goldscheider[3])]. Die sensible Leitung geht in den Arterien anscheinend längs des Gefäßes in der Adventitia.

Auf die Reflexhyperästhesien in den äußeren Bedeckungen bei Visceralerkrankung wies zuerst C. Lange[4]) hin, dessen Lehre keine Beachtung fand. Es folgte Ross[5]) und Henry Head[6]), welcher die hyperästhetischen Zonen der Haut je nach dem erkrankten Organ von bestimmter Lage und Ausdehnung fand. Sie entsprachen den Zonen des Herpes zoster und der Verbreitung der hinteren Wurzeln (Sherrington) bzw. den Gebieten der Rückenmarkssegmente. Später, aber unabhängig von Head, hat Faber[7]) (Kopenhagen) Reflexhyperästhesien der Haut bei Verdauungskrankheiten beobachtet. Head folgerte: Ein von den Eingeweiden ausgehender Schmerzreiz wird wegen der Unempfindlichkeit jener nicht dort empfunden, wo er einwirkt, sondern als „referred pain", indem die sensiblen Nerven der Eingeweide zu bestimmten Segmenten des Rückenmarks ziehen und dort mit den schmerzleitenden spinalen Nerven, die von der Haut kommen, in Beziehung treten. Übrigens handelt es sich nicht bloß um eine Hyperalgesie, sondern auch um eine Hyperästhesie. Da bei bestehender reflektierter Hyperalgesie ein primärer Einge-

[1]) Zimmermann, R.: Mitt. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. Bd. 20. 1909.

[2]) Vgl. Odermatt: Bruns' Beitr. z. klin. Chir. Bd. 127. 1922.

[3]) Goldscheider, A.: Zeitschr. f. physik. u. diätet. Therap. Bd. 13, S. 5. 1909.

[4]) Lange, C.: Vorlesungen über die allgemeine Pathologie des Rückenmarks. Kopenhagen 1871/76.

[5]) Ross: Brain Bd. 11. 1888.

[6]) Head, Henry: Brain Bd. 16—19. 1893—1896. — Vgl. auch Head: Die Sensibilitätsstörungen usw. Deutsch herausgeg. von Seiffer. Berlin 1898. Ferner Mackenzie: Krankheitszeichen und ihre Auslegung. Übers. von E. Müller, herausgeg. von J. Müller. Würzburg 1911.

[7]) Faber: Dtsch. Arch. f. klin. Med. Bd. 65. 1900.

weideschmerz fehlen kann, so beweist dies, daß es sich um eine Umformung unterschmerzlicher Erregungen in schmerzhafte handelt, eine für die Schmerztheorie wichtige Tatsache.

IV. Schmerz in der Pathologie.

Als Schmerz wird symptomatologisch sowohl eine bestimmte, schlechthin schmerzhafte Qualität der Empfindung bezeichnet wie auch eine infolge ihrer Lokalisation, Intensität und Andauer unlustbetonte Druckempfindung. Der letzteren Kategorie gehören z. B. nicht selten Kopfschmerzen an. Die Neigung, gewisse Empfindungen als Schmerz zu benennen, hängt von individuellen und zeitlichen Einstellungen ab. Die eigentliche, qualitativ eindeutig bestimmte Schmerzempfindung findet sich pathologisch teils spontan, d. h. durch innere, nicht immer in ihrer Art erkennbare Reizungen bedingt, teils als Reaktion auf äußere Reize, welche unter normalen Bedingungen keinen Schmerz auslösen, teils als Folge von abnorm starken Reizungen (z. B. Nervenverletzung). Bei dem krankhaften Schmerz besteht im allgemeinen eine durch die Reizung bedingte Erhöhung der Schmerzerregbarkeit.

Die inneren Reize, welche den krankhaften Schmerzen zugrunde liegen, können nur mechanische und chemische sein. Zu ersteren sind zu rechnen: Druck, Spannung, Zerrung von Nerven durch krankhafte Veränderungen (z. B. Druck und Zug durch Narben, Spannung von Organüberzügen durch Schwellung des Inhaltes usw.); krampfhafte Zusammenziehungen von quergestreiften und glatten Muskeln; Verlagerung von Organen, erhöhter Gewebsdruck u. a. m.

Beim Entzündungsschmerz dürfte sowohl eine mechanische wie eine chemische Reizung in Betracht kommen. Die bei Infektionen und Intoxikationen, Stoffwechselerkrankungen, Fieber vorhandenen Schmerzen sind auf chemische Reizungen zu beziehen. Ebensolche sind zu vermuten bei denjenigen Schmerzen, die man im engeren Sinne Nervenschmerzen nennt und die durch eine erhöhte Erregbarkeit der Nervensubstanz begründet sind (Neuralgie, neurasthenische Schmerzen, Übermüdungs- und Überreizungsschmerzen). Auch bei den durch Anämie (Sauerstoffmangel) bedingten Schmerzen handelt es sich um Störungen des Chemismus (Säurebildung). Die psychogenen Schmerzen sind teils als halluzinatorische (analog anderen auf diesem Wege entstehenden Sinnesempfindungen), teils als eine schmerzliche Gefühlsbetonung wirklicher, an sich unterschmerzlicher Empfindungen aufzufassen.

Der Angriffspunkt der schmerzerzeugenden krankhaften Reize kann in den peripherischen Endigungen, in der peripherischen Leitungsbahn, in den eingeschalteten Ganglien, der zentralen Leitungsbahn, in den Hirnzentren selbst gelegen sein.

Schmerzen können kontinuierlich sein, treten aber vorzugsweise an- und abschwellend bzw. in Anfällen auf; zuweilen mit Vorliebe in der Nacht. Sie lassen oft eine mit dem Puls isochrone rhythmische Verstärkung erkennen. Manche Schmerzen (z. B. Malarianeuralgien) treten in regelmäßiger Periodizität auf. Die krankhaften Schmerzen sind je nach ihrer Lokalisation und Ausbreitung, nach der Beimischung von anderen Empfindungen (z. B. Brennen, Spannen), nach ihrem zeitlichen Verlauf (z. B. klopfende) von verschiedener Art. Auch zeigt der Schmerz je nach dem betreffenden Organ oder Gewebe gewisse Färbungen des Empfindungsinhaltes; so ist der von den Hautnervenenden ausgehende hell, der von den tieferen Gewebsschichten dumpf. Im übrigen vgl. oben S. 190.

Manche krankhafte Schmerzen treten unter Bedingungen auf, welche eine allgemeine Hyperästhesie erzeugen; so bei Ermüdung, Schlafmangel, Inanition. Wiederholte, an und für sich nicht schmerzhafte Reizungen können Schmerz auslösen, z. B. Kreuz- und Rückenschmerzen nach sexueller Überreizung.

Zentrale Schmerzen.

Durch Reizung bzw. Unterbrechung der zentralen weißen und grauen Anteile der sensiblen Leitungsbahn können Schmerzen ausgelöst werden. Solche sind beobachtet worden bei Erkrankung der Hirnrinde (z. B. hintere Zentralwindung), des Thalamus (Edinger), der Brücke (Nothnagel), des verlängerten Marks und der Rückenmarkssubstanz. Ob die hemiplegischen und prähemiplegischen Schmerzen auf Reizung der Rindenzellen oder der schmerzleitenden Fasern zu beziehen sind, steht dahin (von den zentralen Schmerzen bei Hemiplegie sind die sekundären peripherischen, besonders arthritischen Schmerzen der gelähmten Gliedmaßen zu unterscheiden). Als zentral ausgelöst sind die Schmerzen in der epileptischen Aura und bei Hysterie anzusehen. Ob auch subcorticale Gebiete

der Schmerzempfindung fähig sind, ist zweifelhaft; der großhirnlose Hund scheint Schmerz zu empfinden.

Die bei Rückenmarksaffektionen vorkommenden Schmerzen sind meist durch Reizung der Umhüllungen oder der hinteren Wurzeln bedingt. Daß aber auch von den intramedullären Bahnen her Schmerzen entstehen können, beweisen Fälle von intramedullärem Tumor, bei welchen die kontralaterale Seite Sitz des Schmerzes ist, ähnlich wie es bei umschriebenen Herden in der Medulla oblongata, im Thalamus opticus, innerer Kapsel, Marklager beobachtet ist. Die Schmerzen sind in diesen Fällen gewöhnlich fast dauernd, wenn auch exacerbierend und erstrecken sich entweder auf die ganze, dem Herd gegenüberliegende Seite (Hemialgie) oder nur auf Teile derselben. Sie können sehr heftig sein. Gewöhnlich ist mit dieser Störung eine Hypästhesie für Druckreize und Verspätung der Schmerzempfindung verbunden. Auch findet sich Summation taktiler Reize zu Schmerzempfindung. Endlich können gleichzeitig Temperatursinnstörungen vorhanden sein. Hierher gehört auch die Spasmodynia cruciata Oppenheims (gekreuzte Schmerzen mit gleichzeitigen tonischen Krämpfen). Der bei Hämatomyelie im Beginn vorhandene, kurzdauernde, dem Ausfall der Funktionen vorangehende Schmerz deutet gleichfalls auf zentralen Ursprung hin. Dasselbe gilt für die Schmerzen bei Syringomyelie und für gewisse Schmerzen bei Myelitis. Die zentralen Schmerzen sind sehr häufig mit anderen sensiblen Reizerscheinungen: Parästhesien, Hyperalgesie für peripherische Reize verbunden. Ob die Auslösung der zentralen Schmerzen auf autochthonen Reizungen beruht oder ob es sich nicht vielmehr nur um eine zentrale Hyperalgesie handelt, die Auslösung der Schmerzen selbst aber von der Peripherie zufließende Reize zur Voraussetzung hat, ist vorläufig nicht zu entscheiden. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß auch den sog. *Neuralgien* zentrale, an graue Substanz geknüpfte Hyperalgesien zugrunde liegen.

Der zentrale Schmerz kann mit objektiver Anästhesie des betreffenden Innervationsgebiets verbunden sein (Anaesthesia dolorosa).

Herabsetzung bzw. Aufhebung der Schmerzempfindlichkeit.

ist durch Schädigung der peripherischen Nervenenden oder der peripherischen bzw. zentralen Leitungsbahnen oder des Empfindungszentrums oder endlich psychisch bedingt. Auch ist zu unterscheiden, ob der helle Hautschmerz oder der dumpfe, tiefe oder der viscerale Schmerz betroffen ist. So hat Liepmann Aufhebung der tiefen Schmerzempfindlichkeit bei Erhaltung derjenigen der Haut beschrieben[1]), bei einer Idiotin mit cerebraler Kinderlähmung. Auch bei Tabes kommt das gleiche vor (schmerzlose Knochenfrakturen usw. bei vorhandener cutaner Schmerzempfindlichkeit). Die Beeinträchtigung der Schmerzempfindlichkeit kann isoliert vorhanden sein, ist aber meist mit einer solchen der Berührungs- bzw. Druckempfindlichkeit verbunden. In manchen Fällen ist die Störung der Schmerzempfindlichkeit mit einer Störung des Temperatursinnes gepaart (s. Temperatursinn). Bei der Analgesie durch Syringomyelie ist die Berührungsempfindung selten ganz intakt. Bei spinaler Analgesie können auch die Eingeweide schmerzlos sein; tabische Frauen gebären, ohne Schmerzen zu empfinden. Die hysterische Analgesie kann sich gleichfalls auf die inneren Organe erstrecken.

Hyperalgesie.

Die Hyperalgesie kann physiologisch erzeugt werden und kommt pathologisch vor. Die physiologischen Bedingungen bestehen einmal in der künstlichen Ausschaltung von zentralen Leitungsbahnen und zweitens in einer starken Reizung. Fodéra fand 1823, daß nach Durchschneidung der hinteren Hälfte des Halsmarks beim Meerschweinchen die unterhalb gelegenen Körperteile hyperästhetisch waren. In ähnlichem Sinne fielen die Beobachtungen von

[1]) Liepmann: Neurol. Zentralbl. 1904, S. 740.

Schoeps, Brown-Séquard, Türk, Schiff, W. Müller aus. Nach Woroschiloff (bei Ludwig) ist es die an das Seitenhorn angrenzende Masse des Seitenstranges, deren Entfernung die Erscheinungen der Hyperästhesie hervorbringt. W. Koch bestätigte (bei Munk), daß es lediglich die Seitenstränge seien, deren Durchschneidung das Phänomen hervorbringe, und nicht die Hinterstränge, wie Schiff gemeint hatte. Nach Martinotti liegt die Faserung, auf die es bei der Zerschneidung ankommt, in dem hinteren Abschnitt des Seitenstranges, unmittelbar an der grauen Substanz, und erstreckt sich am Hinterhorn entlang bis zur Oberfläche des Marks (also entsprechend der Kleinhirn-Seitenstrangbahn und dem hinteren Teil der Pyramidenbahn).

Die Deutung dieser Durchschneidungshyperalgesie, die in der menschlichen Pathologie bei der Brown-Séquardschen Lähmung eine Rolle spielt, ist strittig. Die Ludwigsche Schule erklärte sie durch Ausschaltung zentripetaler Hemmungsbahnen. Es ist auch an das Ausfallen von beeinflussenden Erregungen (Goltz), nicht gerade im Sinne spezifischer Hemmungen, zu denken sowie an Reizung durch die Operation.

Bei der Hyperalgesie sind zwei Erscheinungen zu unterscheiden: die *Vertiefung der Schmerzschwelle* und die *Steigerung der Schmerzempfindung*. Beides ist meist vereinigt, aber es kann auch ohne Vertiefung, ja sogar bei gleichzeitiger Erhöhung der Schwelle eine bedeutende Steigerung des Schmerzes bestehen. Hierbei handelt es sich wahrscheinlich um einen zentralen hyperalgetischen Zustand, welcher durch summierte peripherische Reize in Schmerz überführt wird. Die Hyperalgesie kann an derselben Körperstelle auf eine gewisse Schicht beschränkt sein, z. B. die oberflächliche, während die tieferen nicht hyperalgetisch sind oder umgekehrt; so kommt bei Tabes dors. eine isolierte oberflächliche Hyperalgesie (besonders an einer gürtelförmigen Zone des Rumpfes) vor. Bei Neuralgie, Myalgie (sog. Muskelrheumatismus), Headschen Zonen kann sich die Hyperalgesie auf die Tiefensensibilität beschränken. Die Hyperalgesie kann durch entzündliche Zustände des Gewebes, erhöhten Gewebsdruck, traumatische Schädigung oder durch Erkrankungen irgendeines Abschnittes der sensiblen Leitungsbahn bedingt sein. Jede schmerzhafte Reizung durch mechanische, thermische, chemische oder elektrische Einwirkungen erzeugt zugleich eine irradiierende Hyperalgesie von kürzerem oder längerem Bestand.

Zentral ausgelöste Hyperalgesien werden unter denselben Bedingungen beobachtet wie zentrale Schmerzen: bei Entzündung der Hirn- und Rückenmarkshäute, bei cerebralen und spinalen Tumoren, Reizungen der Leitungsbahnen usw. Mit jeder schmerzhaften Reizung ist ein hyperalgetischer Zustand untrennbar verbunden, so daß wir es bei jedem Schmerz mit den beiden Faktoren der unmittelbaren Reizreaktion und der mittelbaren Erregbarkeitssteigerung zu tun haben.

Aber auch unterschmerzliche Erregungen können Hyperalgesie erzeugen; so erklären sich die Headschen Zonen bei Visceralerkrankungen, die einen unmittelbaren örtlichen Schmerz nicht erzeugen. In der Pathologie spielen latente hyperalgetische Zustände eine bedeutende Rolle. Vielfach sind pathologische Schmerzen nicht dadurch bedingt, daß eine abnorm starke Reizung unmittelbar einwirkt, sondern daß auf Grund eines bestehenden hyperalgetischen Zustandes selbst schwache, in der Breite der Norm liegende Reize die Schmerzschwelle überschreiten (Berührungs-, Bewegungs-, Temperaturreize usw.). Den Neuralgien liegt ein hyperalgetischer Zustand zugrunde (s. oben).

Auf latente Hyperalgesie sind auch die unter pathologischen Umständen (Tabes, Kompression des Rückenmarkes, Neuritis) zuerst von Naunyn[1]) beobachteten Schmerzsummationserscheinungen zurückzuführen.

[1]) Naunyn: Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol. Bd. 15. 1889.

Head fand bei seinen Nervendurchschneidungsversuchen (vgl. Kapitel Temperatursinn) im Stadium der beginnenden Regeneration eine Hyperalgesie. Obwohl die Schmerzschwelle erhöht war, erzeugte ein Nadelstich ein sehr unangenehmes, weithin irradiierendes Schmerzgefühl; Ziehen an den Haaren löste eine sehr schmerzhafte, unangenehm ausstrahlende und nach einem entfernten Teil verlegte Empfindung. Trotter und Davies bestätigten diese von ihnen als Intensifikation bezeichnete Erscheinung; sie stellten ferner nicht nur bei der Regeneration, sondern in der ersten Zeit nach der Verletzung Hyperalgesie fest. Ebenso Hacker[1]). v. Frey[2]) fand an seiner gelähmten Hautstelle Hyperalgesie bei normaler Schwelle, eine abnorme Trägheit des Erregungsablaufes und Summation zeitlich getrennter Reize. H. Becker und v. Frey[3]) fanden bei Nervenverletzten eine Erniedrigung der Schwelle des Tiefenschmerzes. Nach Pollock[4]) wird die nach Durchschneidung eines peripherischen Nerven auftretende Hyperalgesie durch die Durchtrennung benachbarter Nerven aufgehoben.

Am häufigsten entsteht Hyperalgesie durch Reizung. So löst ein starker mechanischer Reiz (z. B. ein tiefer Nadelstich) eine vorübergehende Hyperalgesie bei gleichzeitiger Hypästhesie aus [Goldscheider[5])]. Ein dauernder schmerzhafter Reiz bedingt eine dauernde irradiierende Hyperalgesie. Preßt man eine Hautstelle mittels einer Arterienklemme schmerzhaft zusammen, so entwickelt sich ein hyperalgetisches Feld, das sich in den Grenzen des zugehörigen spinalen Sensibilitätsbezirkes ausbreitet [Goldscheider[6])]. In dem unmittelbaren subjektiven Empfinden prägt sich diese Hyperalgesie wenig aus, was den Verhältnissen der pathologischen latenten Hyperalgesie entspricht, welche gleichfalls oft erst bei Anwendung äußerer Reize erkennbar wird. Der Sitz der hyperalgetischen Veränderung befindet sich in zentralen grauen Massen („Strychnismus"), gleichgültig, an welchem Teile der Leitungsbahn der Reiz ansetzt.

In dem durch die Hautklemme erzeugten hyperalgetischen Gebiet besteht auch für Kälte- und Wärmereize eine Hyperalgesie, was entweder so erklärt werden kann, daß das zentrale hyperalgetische Feld zentrifugal die Erregbarkeit der peripherischen Nerven steigert oder daß zentral irgendwelche Kontakte der Temperatursinnbahn mit der schmerzleitenden Bahn bestehen, was annehmbarer erscheint. Ein abgeschnürter Finger ist hyperalgetisch gegen Temperaturreize. Im künstlich erzeugten hyperalgetischen Gebiet besteht für taktile Reize eine Hypästhesie, eine Kombination, die sich auch pathologisch als *relative Hyperästhesie* (v. Leyden) findet.

Es kommt pathologisch vor, daß eine Hyperalgesie für Temperaturreize vorhanden ist, aber nicht für mechanische. Physiologisch findet man diesen Zustand bei Cocainisierung einer von Epidermis entblößten Hautstelle, welche gegenüber Wärmereizen hyperalgetisch ist, nicht aber gegenüber Nadelstichen. Ebenso besteht nach intracutaner Injektion konzentrierter Kochsalzlösung Hyperalgesie gegen Wärmereize bei gleichzeitiger Herabsetzung des Schmerzes gegenüber Nadelstichen, wobei übrigens jede subjektive Schmerzempfindung fehlen kann.

Chemische Reizung der sensiblen Hautnerven (Menthol, Chloroform usw.) sowie elektrische und Temperaturreize erzeugen Hyperalgesie. Kälte wirkt erregbarkeitssteigernd auf das Froschreflexpräparat. Ein mechanischer Insult, z. B. ein Stoß, wenn er der Winterkälte ausgesetzte Hautstellen trifft, ruft einen ungewöhnlich heftigen, anhaltenden Schmerz hervor [Freusberg[7])]. Starke Abkühlung einer Extremität bedingt beim Kaninchen bedeutende und langdauernde Reflexsteigerung, besonders von der Tiefensensibilität aus. Örtliche Abkühlung von hinreichender Intensität löst beim Menschen verbreitete Hyperalgesie aus [Goldscheider[8])].

Die Hyperalgesie ist sehr häufig mit einem verstärkten Juckreiz verbunden.

Ein hyperalgetischer Bezirk spricht selbst auf schwache *Fernreize* an. So entstehen die krankhaften schmerzlichen Mitempfindungen (Douleurs échotives

[1]) Hacker: Zeitschr. f. Biol. Bd. 61 u. 65. 1913 u. 1914.
[2]) v. Frey: Zeitschr. f. Biol. Bd. 63. S. 335. 1914.
[3]) Becker, H. u. v. Frey: Würzburger Sitzungsber. 8. II. 1917.
[4]) Pollock: Journ. of compl. neurol. Bd. 32. Chicago 1920.
[5]) Goldscheider, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 168, S. 68. 1917.
[6]) Goldscheider, A.: Zeitschr. f. physik. u. diätet. Therap. Bd. 19. 1915; Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 165. 1916.
[7]) Freusberg: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 10. S. 174. 1875.
[8]) Goldscheider, A.: Zeitschr. f. physik. u. diätet. Therap. Bd. 26, H. 3. 1923. Vgl. auch Ebbecke: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 179, S. 73. 1922.

Gubler). Auch normalerweise kommen entfernte Mitempfindungen vor, die Quincke sehr vollständig zusammengestellt hat[1]). Der entfernte anklingende Schmerz kann bei Vorhandensein eines hyperalgetischen Bezirkes selbst durch einen unterschmerzlichen Reiz ausgelöst werden[2]). Der Vorgang ist ähnlich der von v. Frey als „Mißweisung und Kuppelung“[3]) bezeichneten Erscheinung im Gebiete des Drucksinnes und dem von Goldscheider beschriebenen „Anklingen“[4]).

Die bei Nervenkranken vorkommenden Lokalisationstäuschungen dürften sich größtenteils so erklären; so z. B. die sog. Allästhesie, Allochirie, wobei ein Reiz von der entsprechenden kontralateralen Stelle, eventuell hyperalgetisch, empfunden wird. Bei einem Herd im Dorsalmark wurde der Schmerz von der unteren Extremität in die obere verlegt, zugleich mit verlangsamter Schmerzleitung (Lewandowski).

Verlangsamte Leitung der Schmerzempfindung.

Das von Cruveilhier zuerst beschriebene Phänomen der verspäteten Schmerzempfindung wurde später von Leyden, Topinard, Weir Mitchell, besonders von Remak studiert, welch letzterer hervorhebt, daß der Nadelstich bei Rückenmarkskranken eine zeitlich getrennte Druck- und Schmerzempfindung auslöse und daß letztere dann abnorm stark sein könne. Naunyn beschrieb eine doppelte Empfindung nach Nadelstich bei Tabes. Man suchte die Erklärung zunächst in zentralen Leitungsverhältnissen. Nach Schiff wird durch queres Einschneiden in das Rückenmark die auf einen schmerzhaften Reiz hin erfolgende Reaktionsbewegung des Tieres um so mehr verspätet, je mehr der Querschnitt des Rückenmarks eingeengt wird. Leyden und Goltz, ferner Lüderitz fanden dann bei Kompression des Nerven gleichfalls Verspätung der Schmerzreaktion. Klinisch sah man das Phänomen außer bei Tabes und Syringomyelie auch bei peripherischer Nervenerkrankung. Es beruht auf der physiologischen Verspätung der Schmerzempfindung (Goldscheider) und stellt eine quantitative Steigerung derselben dar, welche häufig mit einer Hyperalgesie und einer Hypästhesie der Berührungsempfindung verbunden ist. Die Verspätung kann mehrere Sekunden betragen.

Lokalisation des Schmerzes bei Krankheiten.

Der krankhafte Schmerz wird teilweise am Orte der peripherischen Auslösung, teilweise an einem von diesem entfernt gelegenen Ort, teilweise am ersteren, aber mit Ausstrahlungen oder entfernten Mitempfindungen verbunden, wahrgenommen. Viscerale Schmerzen werden zum Teil in der Headschen Zone lokalisiert (Herz, Aorta), zum Teil im erkrankten Organ und gleichzeitig in der Headschen Zone, zum Teil im erkrankten Organ und peripherischen Ausbreitungsgebiet mitgereizter Nerven, zum Teil endlich nur in letzterem. Hierzu kommt, daß die durch den visceromotorischen Reflex tonisch gespannten Muskeln für sich schmerzhaft sein können. Pleuritische Schmerzen werden nicht selten zu weit caudalwärts verlegt. Abdominale Schmerzen, besonders enteritische des Dünn- wie des Dickdarms, werden oft oberhalb des Nabels in der Tiefe empfunden (Gegend des Ggl. coeliacum?), während peritonitische Schmerzen zutreffend lokalisiert werden. Spastische Schmerzen des Magens werden in der Mittellinie zwischen Schwertfortsatz und Nabel lokalisiert, ebenso die der Gallenwege, letztere mit Ausstrahlung nach hinten und oben zwischen die Schulterblätter und in die rechte Schultergegend, zuweilen auch nach der linken Seite des Epigastriums. Wehenschmerz wird in der Kreuzgegend empfunden.

[1]) Quincke: Zeitschr. f. klin. Med. Bd. 17, S. 429. 1890.
[2]) Vgl. A. Goldscheider: Das Schmerzproblem, S. 59.
[3]) v. Frey: Ztschr. f. Biol. Bd. 63. S. 335. 1914.
[4]) Goldscheider, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 168, S. 68. 1917.

Chemoreceptoren.

I. Vergleichende Physiologie des Geruchs- und Geschmackssinnes.

Von

K. v. Frisch

München.

Mit 19 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Baglioni, S.: Die niederen Sinne. IV. Die chemischen Sinne (Geruchs- u.nd Geschmackssinn), in Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. Bd. IV, S. 538—554. Jena 1913. — Demoll, R.: Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion. Braunschweig 1917. — Forel, A.: Das Sinnesleben der Insekten. München 1910. — Frisch, K. v.: Über den Geruchssinn der Biene und seine blütenbiologische Bedeutung. Zool. Jahrb. (physiol. Abt.) Bd. 37, S. 1—238, auch als Buch: Jena 1919. — Henning, H.: Physiologie und Psychologie des Geschmacks. Ergebn. d. Physiol. (Asher u. Spiro) Bd. 19, S. 1—78. 1921. — Henning, H.: Der Geruch. 2. Aufl. Leipzig 1924. — Hesse, R.: Sinnesorgane, in: Handwörterb. d. Naturwiss. Bd. 9, S. 31—81. Jena 1913. — Hesse u. Doflein: Tierbau und Tierleben. Bd. I (Die chemischen Sinne, S. 638—655). Leipzig u. Berlin 1910. — Nagel, W.: Vergleichende physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. Bibl. zoologica Bd. 7, H. 18, S. 1—207. 1894. — Parker, G. H.: Smell, taste and allied senses in the vertebrates (Loeb, Morgan and Osterhout, Monographs on experimental biology). Philadelphia u. London 1922. — Plate, L.: Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. Bd. II: Die Sinnesorgane der Tiere. Jena 1924. — Zuckerkandl, E.: Das Jacobsonsche Organ. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. (Merkel u. Bonnet) Bd. 18, S. 801—843. 1910. — Zwaardemaker, H.: Die Physiologie des Geruchs. Leipzig 1895.

Abgrenzung von Geruchs- und Geschmackssinn bei Tieren.

Beim Menschen sind Geruchs- und Geschmackssinn einander so nahe verwandt, daß der Unbefangene vieles „Geschmack" nennt, was in Wahrheit eine Leistung des Geruchssinnes ist. Die nahe Beziehung kommt in einer unleugbaren Verwandtschaft der Empfindungen zum Ausdrucke und ferner darin, daß beide Sinne auf chemische Reize abgestimmt sind. Bedenkt man ferner, daß bei den Wirbeltieren die Sinneszellen der Geruchs- und Geschmacksorgane in ihrer Anordnung eine überraschende Ähnlichkeit zeigen können („*Riechknospen*" im Riechepithel bei Fischen und Amphibien nach Art von *Geschmacksknospen*), und daß Hilfsapparate, wie sie z. B. als schwarzes Pigment fast allen Lichtsinnesorganen, als Statolithen fast allen statischen Organen zukommen, in unserem Falle keinen Anhaltspunkt bieten, so versteht man, daß manche Forscher auf eine Unterscheidung von Geruchs- und Geschmackssinn bei den meisten Tieren verzichten wollen und den indifferenten Ausdruck eines „chemischen Sinnes" vorziehen.

Bei den „niederen Tieren" ist dieser Standpunkt zweifellos berechtigt. Unsere heutigen mangelhaften Kenntnisse gestatten keine Entscheidung, ob hier Geruchs- und Geschmackssinn zusammenfallen oder nicht. Bei allen Wirbeltieren aber und bei manchen Wirbellosen können wir auf Grund von neueren Untersuchungen die beiden Sinne auseinanderhalten. Welche Kriterien stehen uns zu Gebote?

Bei den Wirbeltieren kann uns, dank ihrer einheitlichen Organisation, die *vergleichende Anatomie* ein Führer sein. Beim Menschen hat der *Geruchssinn* seine Sinneszellen in der *Nasenschleimhaut*, er hat zur afferenten Bahn den *Olfactorius*, der dem *Vorderhirn* angehört. Der *Geschmackssinn* hat seine Sinneszellen in der *Mundschleimhaut*, sie sind von Fasern des *Trigeminus*, *Facialis* und *Glossopharyngeus* innerviert, die ihre cerebralen Kerne im *verlängerten Mark* haben. Diese beiden räumlich gesonderten und verschieden innervierten Sinnesorgane lassen sich als zwei Reihen homologer Organe bei allen Wirbeltieren verfolgen. So wird man die Organe, die dem Geruchsorgan des Menschen homolog sind, bei allen Wirbeltieren als Geruchsorgane, die dem Geschmacksorgan des Menschen homologen Bildungen bei allen Wirbeltieren als Geschmacksorgane ansprechen können[1]). Wir werden sehen, daß die Richtigkeit dieser naheliegenden, aber merkwürdig wenig beachteten Überlegung durch das physiologische Experiment bestätigt wird (vgl. v. Uexküll, Strieck, Matthes u. a. S. 217 ff.).

Bei den Wirbellosen lassen uns wegen ihrer abweichenden Organisation diese Kennzeichen im Stich. Aber bei manchen von ihnen findet sich gleichfalls, in deutlicher Parallele zu den Wirbeltieren, eine Zweiteilung des chemischen Sinnes. Bei der Deutung kann uns die *Verschiedenheit der biologischen Aufgabe* des Geruchs- und Geschmackssinnes eine Richtschnur sein: Der Geruchssinn dient in erster Linie dem Auffinden der Nahrung und der Geschlechtspartner, erst in zweiter Linie der Prüfung der aufgefundenen Nahrung auf ihre Eignung; auf diese letztere Funktion beschränkt sich im allgemeinen der Geschmackssinn. Die Dinge, die gerochen werden sollen, befinden sich also oft in großer Entfernung, was geschmeckt werden soll, ist in der Mundhöhle oder in deren unmittelbarer Nähe. Hiermit hängt ein bemerkenswerter Unterschied in der Empfindlichkeit der beiden Organe zusammen. Wie geringe Mengen eines Riechstoffes schon einen wirksamen Reiz darstellen, hat immer wieder Erstaunen erregt. Der Geschmackssinn erfordert eine stärkere Konzentration des Reizstoffes. Am deutlichsten wird der Gegensatz vielleicht da, wo derselbe Stoff für den Geruchssinn und für den Geschmackssinn einen adäquaten Reiz bildet. So wird Äthylalkohol, der in reinen Präparaten einen süßlichen Geschmack hat, vom Menschen in 24 000mal stärkerer Verdünnung gerochen als geschmeckt[2]). Diese Differenz zwischen Geruchssinn und Geschmackssinn ist uns von den Wirbeltieren geläufig. Wir werden auch bei jenen Wirbellosen, wo eine *entsprechende Zweiteilung des chemischen Sinnes mit räumlich getrennten Empfangsorganen* besteht, von Geruchs- und Geschmackssinn reden können.

Als ein weiteres Kriterium, das aber mit Vorsicht gebraucht werden muß, kommt die *chemische Beschaffenheit der Reizstoffe* in Betracht. Henning geht so weit, in bezug auf die Wassertiere zu sagen[3]): „Geschmacksreize gehen von chemischen Stoffen aus, welche *schmeckende Ionen* oder *geschmackgebende Atomgruppen* enthalten . . . Geruchsreize gehen von chemischen Stoffen aus, welche

[1]) Herrick, C. J.: On the phylogenetic differentiation of the organs of smell and taste, Journ. comp. Neurol. and Psych. Bd. 18, 1908, S. 157—166.

[2]) Parker u. Stabler: On certain distinctions between taste and smell. Americ. journ. of physiol. Bd. 32, S. 230—240. 1913.

[3]) Henning, H.: Der Geruch. S. 211. Leipzig 1924.

geruchgebende Atomgruppen enthalten, d. h. Riechstoffe sind." Mit anderen Worten: Die Tiere riechen, was wir riechen, und schmecken, was wir schmecken — denn was bisher über „geschmackgebende und geruchgebende Atomgruppen" bekannt ist, bezieht sich so gut wie ausschließlich auf Versuche am Menschen. Diese allgemeine Behauptung Hennings scheint auf den ersten Blick durchaus willkürlich. Es ist aber sehr beachtenswert, daß sich tatsächlich da, wo uns genauere Untersuchungen Einblick gewähren, eine weitgehende Übereinstimmung offenbart. Stoffe, die für uns Riechstoffe sind, wirken auch auf die Nase der Fische, während deren Geschmacksorgane durch die für den Menschen typischen Schmeckstoffe erregt werden (vgl. S. 217, 218). Entsprechendes scheint für so abweichend organisierte Tiere wie die Insekten zu gelten (vgl. S. 226—229). Man könnte im Anschluß an Henning daraus folgern, daß zwischen „Riechstoffen" und „Schmeckstoffen" in chemischer Hinsicht ein grundsätzlicher Gegensatz besteht und daß ein Stoff, der etwa eine „geruchgebende Atomgruppe" enthält, nun für alle Tiere ein Riechstoff sein muß. Dies ist aber in dieser allgemeinen Fassung bestimmt nicht zutreffend. Wir wissen, daß es für *manche* Insekten intensive Düfte gibt, die für uns absolut nicht wahrnehmbar sind (vgl. S. 206). Und einen durchgreifenden grundsätzlichen Gegensatz zwischen Riechstoffen und Schmeckstoffen haben die Chemiker bisher nicht nachgewiesen. So kommt es, daß eine Unterscheidung von Geruch und Geschmack auf Grund der chemischen Konstitution der Reizstoffe vorderhand nur im Verein mit anderen Kriterien durchführbar ist, und daß dieses Kriterium für sich allein nicht maßgebend sein kann, daher da versagt, wo es am nötigsten wäre: bei den niederen Wirbellosen.

Früher sah man den hauptsächlichen Unterschied zwischen Geruchs- und Geschmacksorganen darin, daß erstere auf Reizstoffe ansprechen, die *in Gasform* zugeführt werden, letztere auf solche, die *in Flüssigkeiten gelöst* sind. Diese vom Menschen abgeleitete Erfahrung läßt sich aber nicht verallgemeinern. Bei den Fischen sind Geruchs- und Geschmacksorgane in gleicher Weise vom Wasser umspült und doch physiologisch ebenso geschieden wie bei den landlebenden Wirbeltieren. Bei manchen Amphibien funktioniert das Geruchsorgan bald unter Wasser und bald an der Luft (vgl. S. 218—220). Überdies müssen wahrscheinlich auch bei den landlebenden Wirbeltieren die in Gasform zugeführten Riechstoffe in der feuchten Riechschleimhaut in Lösung gehen, bevor sie auf die Sinneszellen wirken können.

Bei niederen Tieren wird nicht nur die Abgrenzung des Geruchssinnes gegen den Geschmackssinn immer unsicherer, sondern es vergrößert sich auch die Gefahr, Reaktionen auf inadäquate Reize oder auf solche, die durch Schädigung des Gewebes sekundär beliebige Hautnerven erregen, für Äußerungen eines „chemischen Sinnes" zu halten. Daß Versuche mit ätzenden und jede zarte menschliche Schleimhaut schmerzlich erregenden Reizstoffen nicht geeignet sind, um über die chemischen Sinne der niederen Tiere etwas zu erfahren, ist heute allgemein anerkannt. Doch ist es kaum möglich, diese „*Irritantien*" von den adäquaten Reizen stets richtig abzugrenzen.

Biologische Bedeutung des Geruchs- und Geschmackssinnes.

Die mächstigsten Triebfedern des tierischen Lebens sind Hunger und Liebe; sowohl die Nahrung wie den geschlechtlichen Partner findet die große Mehrzahl der Tiere vorwiegend oder ausschließlich durch den Geruch.

Die Bedeutung des Geruchssinnes für das Auffinden der Nahrung ist bekannt und wird uns auch bei der Betrachtung der einzelnen Gruppen noch oft beschäf-

tigen; nicht allen so geläufig ist seine Rolle bei der Fortpflanzung der Tiere, und so mögen hier einige Beispiele Platz finden[1]).

Bei *Säugetieren* sind weitverbreitet stark entwickelte, verschieden lokalisierte Hautdrüsen (so die Moschusdrüse des Moschustieres, bei Spitzmäusen Drüsen an den Flanken, bei Kamelen am Halse, bei Wiederkäuern an verschiedenen Stellen des Gesichts, bei Gemsen die „Brunstfeigen" hinter dem Gehörn), die beiden Geschlechtern zukommen, aber beim Männchen besser ausgebildet sind und hier namentlich zur Brunstzeit eine mächtige Entfaltung erfahren. Sie strömen dann einen weithin wahrnehmbaren, für die Art charakteristischen Duft aus. Das Zusammenfinden der Geschlechter wird häufig noch mehr erleichtert durch die Gewohnheit der Tiere, das Sekret dieser Drüsen an Gegenständen der Umgebung abzustreichen und so eine Geruchspur zu hinterlassen. Wahrscheinlich wirken diese Düfte auch im Sinne einer sexuellen Erregung. Es unterliegt keinem Zweifel, daß auch da, wo derartige „Brunstdrüsen" nicht zu finden sind, den von der gesamten drüsenreichen Säugetierhaut produzierten Düften sehr oft eine ähnliche Bedeutung zukommt[2]).

Bei *Vögeln* ist fast nichts derart bekannt; dagegen besitzen unter den Reptilien beispielsweise die *Krokodile* an der Kloake und am Unterkiefer Drüsen, die zur Paarungszeit einen intensiven Moschusduft ausströmen. Auch bei *Wassermolchen* kennt man dufterzeugende, hier nur den Männchen zukommende Hautdrüsen, deren Sekret die Tiere bei den reizvollen Liebesspielen durch wedelnde Schwanzbewegungen dem Weibchen an die Nase fächeln.

Bei den Wirbellosen weiß man namentlich von *Schmetterlingen* seit langer Zeit, daß jungfräuliche Weibchen durch Duftproduktion die artzugehörigen Männchen anlocken. Dieser „Duft" der Schmetterlingsweibchen pflegt aber für die menschliche Nase nicht wahrnehmbar zu sein. Standfuss konnte mit einem frisch ausgeschlüpften Weibchen von *Saturnia pavonia* L., obwohl das Tier in der Gegend gar nicht häufig war, an einem Tage binnen $6^1/_2$ Stunden 127 Männchen anlocken. „Und doch vermag unser Geruchssinn von dem Duft solcher Schmetterlingsweibchen, selbst wenn ihrer mehr als 50 gleichzeitig vorhanden sind, nicht das geringste wahrzunehmen"[3]). Daß es sich um einen Duftstoff handle, hat schon Fabre wahrscheinlich gemacht: er setzte ein Weibchen des Eichenspinners (*Lasiocampa quercus* L.) unter einer Drahtglocke bei geöffnetem Fenster in sein Arbeitszimmer. Trotz der großen Seltenheit des Schmetterlings in jener Gegend versammelten sich an einem Tage ca. 60 Männchen in dem Zimmer und umschwärmten die Drahtglocke. Als Fabre das Weibchen nahe dem offenen Fenster unter eine gut schließende Glasglocke setzte, die mit Sand bedeckte Schüssel aber, auf welcher das Tier vorher gesessen hatte, in einem entfernten dunklen Winkel des Zimmers auf den Boden stellte, flogen die ankommenden Männchen ohne Aufenthalt an dem Glase vorbei, unter welchem, gut sichtbar, das Weibchen saß und drängten sich in dem entfernten Winkel um die leere Sandschüssel, an der offenbar ein vom Weibchen ausgegangener Duft haftete; für das menschliche Geruchsorgan war aber auch hier keine Spur wahrnehmbar[4]). Versuche von

---

[1]) Vgl. J. Meisenheimer: Geschlecht und Geschlechter im Tierreich. Bd. I, S. 383 bis 413 (Kap. 15: Die Produktion und Verwendung von Schmeck- und Riechstoffen im Dienste der geschlechtlichen Annäherung). Jena 1921.

[2]) Schiefferdecker, P.: Die Hautdrüsen des Menschen und der Säugetiere. Zoologica, Heft 72, 154 S. Stuttgart 1922. (vgl. besonders S. 104ff.).

[3]) Hesse u. Doflein: Tierbau und Tierleben Bd. I, S. 644. Leipzig u. Berlin 1910.

[4]) Fabre, J. H.: Bilder aus der Insektenwelt. 1. Reihe. Stuttgart.

Mayer[1]) und Kellogg[2]) brachten volle Klarheit: Mayer setzte fünf gezüchtete weibliche Falter (*Collosamia promethia*) auf einer Insel, wo der Schmetterling nicht vorkommt, in einem Glasgefäß mit engmaschigem Netzverschluß im freien Gelände aus und ließ in einer Entfernung von 100 Fuß fünf männliche Tiere frei. Sie flogen sämtlich sofort zu den Weibchen und umflatterten das Glas. Auch hier ließ sich nachweisen, daß der Gesichtssinn unbeteiligt war und ein flüchtiger Stoff die Anlockung bewirken mußte. Dieser Duftstoff geht von ansehnlichen Drüsen aus, die am Hinterleib der weiblichen Schmetterlinge ihren Sitz haben. Auch abgeschnittene Duftdrüsen der Weibchen locken die Männchen an, und sie versuchen mit diesen Fragmenten zu kopulieren, während sie von den der Duftorgane beraubten, aber in ihrer Gestalt kaum veränderten Weibchen nicht mehr im geringsten angezogen werden. Jedem Schmetterlingssammler ist bekannt, daß bei den Männchen dieser Falter die Träger der Geruchsorgane, die Antennen, außerordentlich entwickelt sind (langgefiederte Fühler), und es ist durch Versuche sichergestellt, daß nach Amputation oder Verkleben dieser Organe die Fähigkeit, das Weibchen aufzufinden, restlos verloren ist.

Auch bei *männlichen* Schmetterlingen kommen Duftorgane vor, besonders häufig auf den Flügeln; sie werden als sexuelles Reizmittel gedeutet, werden aber vermutlich auch der Arterkennung dienen.

Gewiß spielen solche Lock- und Reizdüfte auch bei den anderen Insekten und im Heer der übrigen Wirbellosen eine hervorragende Rolle, es ist aber wenig Zuverlässiges hierüber bekannt. Nähere Mitteilungen über *Psychodiden* (kleine Fliegen vom Aussehen winziger Schmetterlinge) hat in jüngster Zeit H. J. Feuerborn gegeben[3]).

Bei *sozialen Insekten* können Duftorgane für das Gesellschaftsleben von größter Bedeutung werden. Bienen-Arbeiterinnen sieht man am Eingang zum Bienenstock, den Kopf diesem zugekehrt, heftig mit den Flügeln fächeln; sie verbreiten so nach rückwärts den Duft der hervortretenden Dufttasche und markieren den Stockgenossen den Zugang zum Flugloch; und wenn Bienen, oft weit entfernt von ihrem Heimatstock, eine neue ergiebige Futterquelle entdeckt haben, kehren sie heim, veranlassen durch eigenartige „Tänze" ihre Kolleginnen zum Ausfliegen und leiten sie dann durch eben jenen Duft, der auch für unsere Nase wahrnehmbar, für die Biene aber nachweislich außerordentlich intensiv ist, an die rechte Stelle, wo sich die Helferinnen den Entdeckern zur Bewältigung des Honigsegens zugesellen[4]).

Die Bedeutung der Düfte für das Leben der Tiere ist mit den bisher angedeuteten Funktionen bei weitem nicht erschöpft. So erfolgt auch die *Versorgung der Brut* vielfach unter der Leitung des Geruchssinnes: Wenn Fliegenweibchen faules Fleisch aufsuchen, von dem sich ihre Larven ernähren[5]), wenn Schmetterlinge ihre Eier an der geeigneten Futterpflanze absetzen[6]), wenn Schlupfwespen

[1]) Mayer, A. G.: On the mating instinct in moths. Ann. a. mag. of nat. hist., 7. Ser. Bd. 5, S. 183—190. 1900.

[2]) Kellog, V. L.: Some silkworm moth reflexes. Biol. bull. of the marine biol. laborat. Bd. 12, S. 152—154. 1907.

[3]) Feuerborn, H. J.: Der sexuelle Reizapparat (Schmuck-, Duft- und Berührungsorgane) der Psychodiden. Arch. f. Naturgesch. Jg. 88, S. 1—138. 1922.

[4]) Frisch, K. v.: Über die „Sprache" der Bienen. Zool. Jahrb. (phys. Abt.) Bd. 40, S. 1—186. 1923 (auch als Buch: Jena 1923).

[5]) Vgl. Forel: Sinnesleben der Insekten, S. 102—104. München 1910.

[6]) Vgl. Knoll: Insekten und Blumen. Abh. d. zool.-botan. Ges. in Wien Bd. 12, H. 2, S. 342—350. 1922.

die Insektenlarven finden, die ihren Nachkommen als Wirtstiere dienen[1]), so ist in diesen und ungezählten anderen Fällen der Geruchssinn ihr zuverlässiger Führer. Eine erschöpfende Darstellung seiner Bedeutung kann hier nicht angestrebt werden, und so mag es genügen, nur noch darauf hinzuweisen, daß bei gut witternden Tieren, wie z. B. bei vielen Insekten und Säugetieren, auch die *Orientierung über einen herannahenden Feind oder andere drohende Gefahr*, ja in hohem Maße die gesamte *Orientierung im Raume* eine Leistung des Geruchssinnes ist.

Gegenüber dieser Fülle von Aufgaben mutet die biologische Bedeutung, die dem *Geschmackssinn* zugeschrieben werden kann, ganz ärmlich an. Wenn wir von den wenigen Fällen absehen, wo Geschmacksreize als sexuelles Reizmittel eine Rolle zu spielen scheinen [Belecken von Drüsensekreten vor und während der Kopulation bei Schaben[2]), Heuschrecken, Grillen, Schnecken[3])], dient er offenbar in einförmigster Weise zur Prüfung der aufzunehmenden Nahrung. Wo eine solche Prüfung aus besonderen Gründen nicht von Belang ist, wie bei Bartenwalen, die große Mengen von relativ winzigen Tieren wahllos ausseihen, oder bei Fröschen, die harthäutige Beutetiere unzerkleinert verschlingen, kann er mehr oder weniger rudimentär sein. Wieweit er bei Tieren, die über einen wohlentwickelten Geschmackssinn verfügen, auf die Absonderung der Verdauungssäfte Einfluß nimmt, ist meines Wissens — von wenigen Säugetieren abgesehen — nicht untersucht. Als bemerkenswerter Sonderfall könnte erwähnt werden, daß sich viele Ameisengäste im Ameisenstaat, aus dem sie Nutzen ziehen, durch Absonderung von Drüsensekreten, die als „Genußmittel" von den Ameisen begehrt werden, bei diesen geduldet und sogar beliebt machen[4]).

Es ist Brauch geworden, bei der vergleichenden Betrachtung von Organsystemen entsprechend der phylogenetischen Entwicklung mit den niederen Tieren zu beginnen und zu den höher organisierten vorzuschreiten. Für die vergleichende Physiologie der chemischen Sinne empfiehlt sich vorläufig der umgekehrte Weg, der den Vorteil bietet, daß wir von den bestbekannten Verhältnissen als sicherer Basis ausgehen können. Die großen Lücken, die unsere physiologischen Kenntnisse auch bei den Vertebraten aufweisen, erweitern sich bei den niederen Tieren ins Uferlose.

Auf die Anatomie der Organe gehe ich nur so weit ein, als sie von besonderem vergleichend-physiologischen Interesse ist. In bezug auf alle Einzelheiten kann auf die ausgezeichneten und reich illustrierten Darstellungen von Bütschli[5]) und Plate[6]) verwiesen werden.

---

[1]) Vgl. Hase: Über die Monophagie und Polyphagie der Schmarotzerwespen. Naturwissenschaften 1923, S. 801—806. Picard, M. F.: Le déterminisme de la ponte chez un Hyménoptere térèbrant, le Pimpla instigator. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 172, S. 1617—1619. 1921.

[2]) Wille, J.: Biologie und Bekämpfung der deutschen Schabe. Monogr. z. angew. Entomol. Nr. 5, S. 81ff. Berlin 1920.

[3]) Meisenheimer: Geschlecht und Geschlechter im Tierreich Bd. I, S. 383—385. Jena 1921.

[4]) Vgl. Escherich: Die Ameise. 2. Aufl., S. 242. 1917.

[5]) Bütschli, O.: Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Bd. I. Berlin 1921.

[6]) Plate, L.: Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre Bd. II: Sinnesorgane. Jena 1924.

I. Wirbeltiere.

1. Geruchs- und Geschmackssinn der landlebenden Wirbeltiere.

Säugetiere. In Abb. 27 habe ich zwei einander entsprechende Längsschnitte durch den Schädel eines Rehes und durch einen menschlichen Schädel übereinander gestellt. Die Nasenscheidewand ist entfernt, und man erblickt die Nasenmuscheln, an welchen der Bezirk, den das Riechepithel einnimmt, durch Punktierung hervorgehoben ist. Der Gegensatz, der hier besteht, kommt in seiner ganzen Schärfe erst dann zum Ausdruck, wenn wir Schnitte, entsprechend den Linien *a a* und *b b* in Abb. 27 durch die Nasenhöhlen gelegt, zum Vergleich heranziehen (Abb. 28). Man erkennt dann, daß am Rehkopf in der Ansicht der Abb. 27 das Hauptgebiet des Riechepithels dem Blick entzogen ist. Einrollungen und Abspaltungen an den Siebbeinmuscheln und Hinzukommen von sekundären Faltenbildungen führen zu einer großartigen Flächenentwicklung der Nasenmuscheln und verwandeln den Nasenraum in ein Labyrinth. Dem Unterschied in der Entfaltung des Riechepithels entspricht ein solcher in der Ausbildung der zentralen Teile; der Bulbus olfactorius des Menschen kann, verglichen mit dem des Rehes, nur kümmerlich genannt werden (Abb. 29).

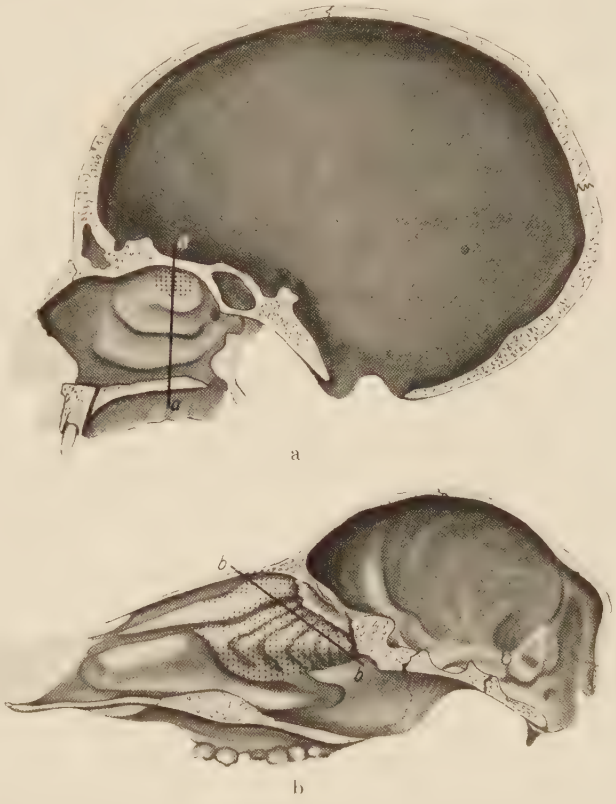


Abb. 27. a) Mensch, b) Reh (Cervus capreolus), Längsschnitte durch den Kopf; Nasenscheidewand entfernt. Ausbreitung des Riechepithels punktiert. Querschnitte durch die Nasenhöhlen entsprechend den Linien *a a* und *b b* sind in Abb. 28 wiedergegeben.

Die hier gewählten Repräsentanten können als Vertreter zweier Typen der Säugetiere gelten, die man als *Makrosmaten* und *Mikrosmaten* zu bezeichnen pflegt. Den letzteren gehören außer dem Menschen auch die Affen und die Wale an, ja von letzteren sind manche durch vollständige Verkümmerung der Riechnerven zu *Anosmaten* geworden; die Makrosmaten sind ihnen gegenüber weitaus in der Mehrzahl, und wenn ich Hunde, Pferde, Rinder, Rehe, Elefanten, Mäuse, Hasen, Känguruh erwähne, so habe ich nur ein paar Beispiele herausgegriffen. Äußerlich fällt an den meisten Makrosmaten die durch Drüsensekret befeuchtete Schnauze auf, die für den Besitzer insofern von biologischer Bedeutung sein dürfte, als sie die Richtung auch eines schwachen Luftzuges und somit die

Richtung, aus der ein Duft zugetragen wird, wahrzunehmen gestattet — wie wir, um uns über die Richtung eines leichten Windes zu orientieren, den befeuchteten Finger zu Hilfe nehmen[1]).

Abb. 28. a) Mensch, b) Reh (Cervus capreolus), Querschnitte durch die Nasenhöhlen entsprechend den Linien *a a* bzw. *b b* in Abb. 27. *N* Nasenscheidewand. Die stärkere Kontur in Abb. 2 *a* gibt die Ausbreitung des Riechepithels an, in *b* sind sämtliche Falten von Riechepithel bekleidet. Die Knochenblätter der Nasenmuscheln sind nicht eingezeichnet. (*a* mit Benutzung einer Zeichnung von Kallius, *b* nach Paulli, rechte Seite ergänzt.)

Beim gewöhnlichen Atmen geht der Luftstrom in der menschlichen Nase nicht höher als bis zum vorderen unteren Rand der oberen Muschel, und zur Regio olfactoria gelangen die Riechstoffe nur durch Diffusion. Nach Zwaardemakers Versuchen am Gipsabguß eines halbierten Pferdekopfes, an welchem die Nasenscheidewand durch eine Glasscheibe ersetzt war und so der Weg durchgesogener Dämpfe beobachtet werden konnte, sollte dies auch für Makrosmaten gelten[2]). Wie aber neue, sorgfältige Experimente Sahlstedts[3]) an Pferdeköpfen erwiesen haben, reichen hier doch auch bei ruhiger Inspiration kleine Seitenzweige des Atmungsstromes direkt an die vordersten Teile der Riechregion heran, und bei Schnüffelbewegungen breitet sich durch Wirbelbildung die Luft in noch größerer Ausdehnung über die Geruchs-

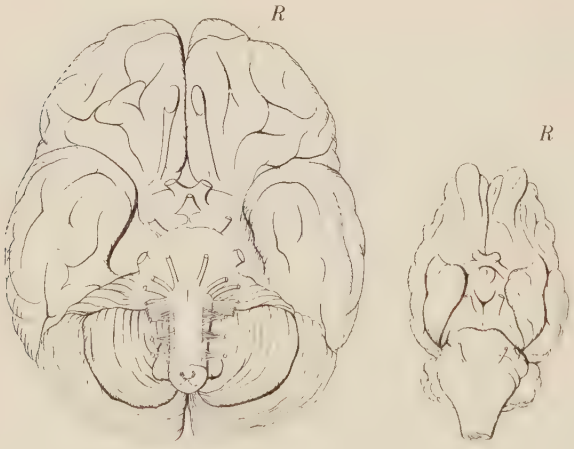


Abb. 29. a) Mensch, b) Reh (Cervus capreolus), Gehirn von der Ventralseite. *R* Riechlappen.

[1]) Exner, Sigm.: Bemerkung über die Bedeutung der feuchten Schnauze der mit feinem Geruchssinn ausgestatteten Säuger. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 40, S. 557—558. 1884.

[2]) Zwaardemaker, H.: Die Physiologie des Geruchs, S. 49ff. Leipzig 1895.

[3]) Sahlstedt, A. V.: Beitrag zur Kenntnis des Geruchsmechanismus bei den makrosmatischen Säugetieren. Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 28, S. 1—12. 1913.

schleimhaut aus. Der Exspirationsstrom läßt aber auch beim Pferd die Regio olfactoria unberührt.

Bedenkt man, daß sogar der Mensch mit seinem relativ schlecht entwickelten Geruchsorgan viele Stoffe in weit größerer Verdünnung wahrnehmen kann, als sie durch die empfindlichsten Reaktionen des Chemikers nachweisbar sind, so sollte wohl ein Blick auf die oben angedeuteten anatomischen Verhältnisse bei Makrosmaten zu einer experimentellen Prüfung der Leistungen dieser Organe herausfordern. Die tägliche Erfahrung lehrt ja auch, wie sehr die geruchlichen Fähigkeiten etwa eines Hundes den unseren überlegen sind; beim Jagdhund und Polizeihund wird dies praktisch ausgenützt. Und doch ist eine genauere Analyse der Geruchsleistungen bei Makrosmaten noch kaum in Angriff genommen und beschränkt sich auf einige Versuche an Hunden.

Heitzenroeder[1]) und Seffrin[2]) führten einem Hunde vermittels einer geeigneten Vorrichtung verschiedenerlei Düfte zu und registrierten deren Einfluß auf die Atembewegungen. Bei Fleischgeruch, Hundeharn und anderen für das Tier biologisch bedeutsamen Düften reagierte es schon bei einer Verdünnung der Stoffe, die für die menschliche Nase noch völlig geruchlos war. Daß auf die Exposition von Blumendüften in der Regel nichts erfolgte, ist psychologisch durchaus verständlich und beweist weiter nichts als die beschränkte Anwendungsmöglichkeit der benützten Methode. Tatsächlich konnte Henning[3]) auf andere Weise zeigen, daß auch blumige Düfte (Cumarin, Heliotropin, Rosenöl usw.) sicher bis an die Grenze des menschlichen Minimum perceptibile wahrgenommen werden. In Buytendijks[4]) Versuchen war ein Polizeihund darauf dressiert, nach Vorhalten einer Riechprobe aus einer Anzahl von Duftgefäßen dasjenige mit dem *entsprechenden* Duft zu apportieren. Hierbei bestätigte sich, was schon aus den anatomischen Verhältnissen abgelesen werden konnte und aus der täglichen Erfahrung geläufig ist: daß die Riechschärfe des Hundes wesentlich größer ist als die des Menschen. Dazu gesellt sich ein erstaunliches Vermögen, einen bestimmten Duft aus einem Duftgemisch herauszuriechen, wie Kalischer[5]) schon vor längerer Zeit in Dressurversuchen gefunden hat: Ein auf Isovaleriansäure dressierter Hund vermochte diese aus einer Mischung mit anderen flüchtigen Fettsäuren, unter denen sich auch Essigsäure, Proprionsäure, Capronsäure, Buttersäure befanden, mit Sicherheit herauszuriechen. Von einem „Riechtopf", in welchem sich ein Gemisch dieser Säuren ohne die Isovaleriansäure befand, wandte er sich ab, war diese aber in dem Gemisch zugegen, so griff er zu. Die menschliche Nase war zu einer solchen Unterscheidung gänzlich außerstande.

Die flüchtigen Fettsäuren werden für den Hund bei der Erkennung von Personen wesentlich sein. Er ließ sich aber auch auf die Unterscheidung von Benzaldehyd und Nitrobenzol dressieren und übertraf auch hier bei weitem die Leistungen des menschlichen Geruchssinnes. Von Interesse ist, daß nach Buytendijk zwischen Nitrobenzol und Benzaldehyd (so wie für den Menschen und wie für die Biene, vgl. S. 226) auch für den Hund geruchliche Ähnlichkeit besteht.

Das *Gedächtnis für Düfte* ist bei den Hunden vorzüglich entwickelt. Ein Tier, das auf den Geruch von natürlichem Moschus dressiert war und diesen Duft aus einem Gemisch

[1]) Heitzenroeder, C.: Über das Verhalten des Hundes gegen einige Riechstoffe. Zeitschr. f. Biol. Bd. 62, S. 491—507. 1913.

[2]) Seffrin, L.: Über die kleinsten noch wahrnehmbaren Geruchsmengen einiger Riechstoffe beim Hund. Zeitschr. f. Biol. Bd. 65, S. 493—512. 1915.

[3]) Henning, H.: Geruchsversuche am Hund. Zeitschr. f. Biol. Bd. 70, S. 1—8. 1920.

[4]) Buytendijk: L'odorat du chien. Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 5, S. 434—457. 1921.

[5]) Kalischer, O.: Weitere Mitteilung über die Ergebnisse der Dressur als physiol. Untersuchungsmethode. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1909, S. 303—322.

von natürlichem und künstlichem Moschus herauszuerkennen vermochte — wobei die menschliche Nase wieder vollkommen versagte —, reagierte beim ersten Versuch nach einer Pause von 5 Monaten unverändert gut [Kalischer[1])]. Die Erinnerung erstreckt sich aber nicht nur auf die Qualität der Düfte, sondern es werden auch Veränderungen in der gewohnten Duft*konzentration* sehr deutlich bemerkt[2]).

Eine Analyse der Geruchsleistungen des Hundes im freien Gelände ist erst in jüngster Zeit in Angriff genommen worden. Nach einer knappen vorläufigen Mitteilung von Pfungst[3]) scheint man die Leistungen der Polizeihunde in gewisser Hinsicht (konstantes Festhalten an der Spur eines bestimmten Individuums) überschätzt zu haben. Auch die Angaben von Most[4]) weisen deutlich nach dieser Richtung.

Das Geruchsorgan der *Vögel* steht in anatomischer Hinsicht auf ähnlicher Stufe wie bei mikrosmatischen Säugetieren. Dies deutet darauf hin, daß sich ihr Geruchssinn mit dem der makrosmatischen Säugetiere nicht entfernt messen kann. Die Beobachtungen über ihr Betragen bei der Nahrungssuche und ihre sonstigen Handlungen stehen hiermit in Einklang. Ein vereinzelter Anlauf, über die Leistungsfähigkeit ihres Geruchssinnes durch systematische Versuche Aufschluß zu gewinnen, führte nicht zu greifbaren Ergebnissen[5]).

Fast ebenso dürftig sind unsere Kenntnisse vom Geruchssinn der *Reptilien*. Von *Schildkröten* wissen wir durch Honigmann[6]), daß ihnen ein Riechvermögen zukommt: bietet man ihnen z. B. zwei äußerlich gleiche Leinenbeutel an, von denen der eine Fischfleisch, der andere Sand und Steine enthält, so beißen sie stets nur den ersteren an. Die relative Bedeutung von Gesichts- und Geruchssinn für die Orientierung wechselt nach den verschiedenen Arten. — Der starke Moschusgeruch, den die *Krokodile* zur Paarungszeit hervorbringen, läßt eine Beteiligung des Geruchssinnes vermuten. Bei *Eidechsen* wissen wir über einen solchen nichts Positives. Bei *Schlangen* scheint er gut entwickelt zu sein[7]) (vgl. S. 222).

Sitz des *Geschmackssinnes* ist bei den landlebenden Wirbeltieren die Schleimhaut des Mundes und des Rachens. Hier finden sich bei den Säugetieren Geschmacksknospen in großer Zahl; besonders reich an solchen ist die Zunge, woselbst die Papillae fungiformes, Pap. vallatae und die bei Nagern so schön entwickelten Pap. foliatae die Träger der Knospen sind. An der stark verhornten Vogelzunge hat man lange vergeblich nach Geschmacksknospen gesucht, bis man sie auch hier am Zungengrunde und ferner in der Schleimhaut des Rachens entdeckte. Bei den Reptilien sind sie entlang dem Innenrande des Unterkiefers, auf der Zunge, am Dach und Boden der Mundhöhle in wechselnder Anordnung zu finden. Nähere Angaben über die anatomischen Verhältnisse stehen bei Plate[8]), Bütschli[9]) und in anderen Lehrbüchern der vergleichenden Anatomie.

Physiologische Arbeiten über den Geschmackssinn der Säugetiere (abgesehen vom Menschen, der hier außer Betracht bleiben soll), der Vögel und Reptilien

[1]) Kalischer, O. Weitere Mitteilung über die Ergebnisse der Dressur als physiol. Untersuchungsmethode. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1909, S. 303—322.

[2]) Vgl. Buytendijk: L'odorat du chien. Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 5, S. 434—457. 1921. — Henning: Der Geruch, S. 430. Leipzig 1924.

[3]) Pfungst, O.: Neue Dressurergebnisse. Journ. f. Psychol. u. Neurol. Bd. 26, S. 318 bis 319. 1921.

[4]) Most, K.: Leitfaden für die Abrichtung des Hundes. 5. Aufl., Berlin 1919.

[5]) Strong, R. M.: On the olfactory organs and the sense of smell in birds. Journ. of morphol. Bd. 22, S. 619—660. 1911.

[6]) Honigmann, H.: Zur Biologie der Schildkröten. Biol. Zentralbl. Bd. 41, S. 241 bis 250. 1921.

[7]) Werner, F.: in Brehms Tierleben. 4. Aufl. Bd. V, S. 232. Leipzig u. Wien 1913.

[8]) Plate, L.: Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. Bd. II: Sinnesorgane. Jena 1924.

[9]) Bütschli, O.: Vorlesungen über vergl. Anatomie Bd. I. Berlin 1921.

liegen leider nicht vor; STRONG[1]) machte gelegentlich einige Beobachtungen an Silbermöwen, wonach diese das Futter, wenn es mit Salzlösungen oder mit Säuren benetzt war, zurückwiesen, bisweilen sogar schon dann, wenn der Geschmack für den Menschen eben merklich war. Auf bittere oder süße Lösungen reagierten die Möwen, im Gegensatz zu jungen Hühnern und Enten, nicht deutlich. Ähnliche Gelegenheitsbeobachtungen mögen sich auch sonst in der Literatur zerstreut finden. Was fehlt, sind planmäßige, vergleichende Untersuchungen[2]).

2. Geruchs- und Geschmackssinn der wasserbewohnenden Wirbeltiere.

Seit langer Zeit besteht eine lebhafte Kontroverse darüber, ob Wassertiere „riechen" können. NAGEL[3]) definiert Riech- und Schmeckvermögen als die beiden Teile eines Sinnes, des „chemischen Sinnes", der den Tieren die Erkennung bestimmter Stoffe durch deren chemische Eigenschaften gestattet: „ein Teil der Organe des chemischen Sinnes (Riechorgane) wird vermöge seiner anatomischen Lage nur von gasförmigen Reizstoffen getroffen, ein anderer nur von flüssigen (Schmeckorgane)". In konsequenter Weise spricht er dann bei Wassertieren nur von „Geschmack". Diese Definition, die viele Anhänger gefunden hat, geht vom Menschen aus, dessen Geruchsorgan seit ungezählten Jahrtausenden auf die Luftatmung eingestellt ist und auf Riechstoffe, die in flüssiger Form zugeführt werden, tatsächlich nicht anzusprechen scheint[4]). Nun soll man nicht von „Riechen" sprechen, wenn bei *anderen* Tieren, die an ein Leben im Wasser angepaßt sind, ein dem Geruchsorgan des Menschen homologes Organ Riechstoffe rezipiert, die im Wasser vorhanden sind? Mit Recht bemerkt BAGLIONI[5]), daß man dann bei Wassertieren mit Kiemenatmung auch nicht von „Atmung" sprechen dürfte, weil hier das Wasser der Träger der Atmungsgase sei.

Die NAGELsche Auffassung, die bei Wassertieren nur *einen* einheitlichen chemischen Sinn anerkennen will, setzt sich darüber hinweg, daß bei den wasserlebenden Wirbeltieren in anatomischer und physiologischer Hinsicht eine Zweiteilung des chemischen Sinnes besteht, die der Teilung in Geruchs- und Geschmackssinn bei höheren Wirbeltieren völlig entspricht.

Bei den *Fischen*, die hier vorangestellt sein mögen, hat das *Geruchsorgan* mit der Mundhöhle zumeist keinen Zusammenhang; es liegt als paariges Organ zwischen Mundöffnung und Auge. Eine vordere und eine hintere Öffnung

[1]) STRONG, R. M.: On the habits and behavior of the herring gull, *Larus argentatus*. Ann. Rep. Smithsonian Inst. 1914, Washington 1915: reactions to chem. stim. S. 496—498.

[2]) Anm. bei der Korrektur: Eine eben erschienene kurze Mitteilung von RENSCH (Journ. f. Ornithol. Bd. 73, H. 1. 1925) bedeutet den ersten Ansatz zu einer systematischen Untersuchung des Geschmackssinnes der Vögel. Er bot durstigen Kanarienvögeln nebeneinander zwei Schälchen, von welchen eines mit gewöhnlichem Wasser, das andere mit saurem, salzigem, bitterem oder gesüßtem Wasser gefüllt war. Saures und salziges Wasser wurden angenähert von der Konzentration ab, bei welcher sich für den Menschen der saure und salzige Geschmack deutlich bemerkbar macht, verschmäht. Stark bitter schmeckende Aufschwemmungen von Aloepulver wurden anstandslos getrunken. „Die Kanarienvögel sind also stark unterempfindlich für bitteren Geschmack" (NB. oder empfinden ihn nicht unangenehm). Rohrzuckerlösungen wurden über den Durst hinaus gerne genommen. „Ganz wie beim Menschen und bei verschiedenen Säugetieren scheint diese Geschmacksqualität eine positive Gefühlsbetonung auszulösen."

[3]) NAGEL, W.: Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. Bibl. zoologica Bd. 7, H. 18, S. 1—207. 1894.

[4]) Über die Streitfrage der Wirksamkeit oder Unwirksamkeit flüssiger Reize beim Menschen vgl. HENNING: Der Geruch. 2. Aufl. S. 202—204. Leipzig 1924. Daselbst auch die Literatur.

[5]) BAGLIONI, S.: Zur Kenntnis der Leistungen einiger Sinnesorgane usw. Zeitschr. f. Biol. Bd. 53, S. 255—286. 1910.

(Abb. 30) sorgt jederseits für Zu- und Ableitung des Wassers, das bei manchen Fischen aktiv, durch Flimmerepithel oder durch eine Nebenwirkung der Atmungsmuskulatur, bei anderen nur passiv beim Schwimmen durch eine zweckmäßig angebrachte Hautfalte durch die Nasenhöhle getrieben wird[1]). In dieser erheben sich zahlreiche Falten, die analog den Nasenmuscheln bei höheren Wirbeltieren der Oberflächenvergrößerung dienen (Abb. 30b). Auf ihnen breitet sich das Riechepithel aus. Wir finden hier die für das Riechepithel allgemein charakteristischen primären Sinneszellen auch da, wo sie sich zu „*Geruchsknospen*" gruppieren (Abb. 31b). Dies ist bei manchen Fischen und Amphibien (Urodelen) der Fall. Da eine diffuse Verteilung der Riechzellen mit einer Gruppierung zu Knospen bei einander nahestehenden Arten wechselt, kann der äußerlichen

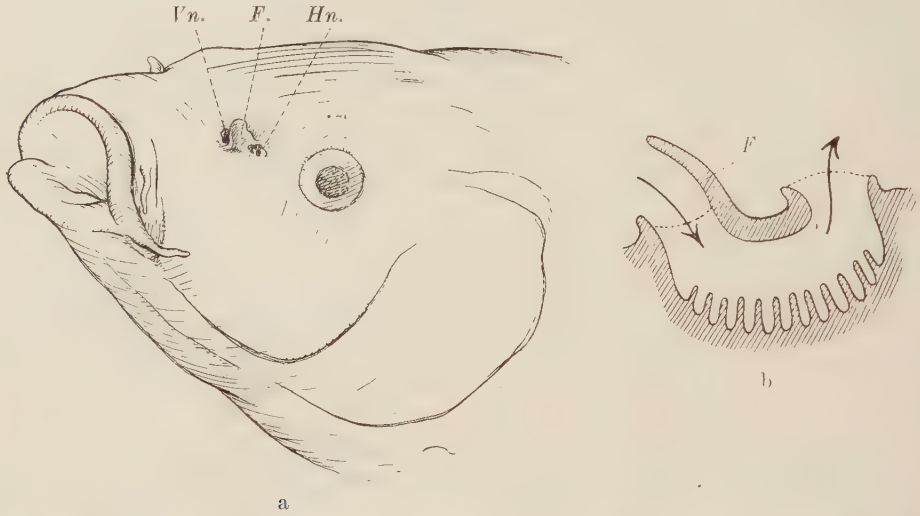


Abb. 30. a) Kopf eines Knochenfisches. b) schematischer Längsschnitt durch die Nase desselben; am Boden der Nasenhöhle die mit Riechepithel bekleideten Hautfalten; die Pfeile geben den Weg des durchströmenden Wassers an. *Vn.* vordere Nasenöffnung, *Hn.* hintere Nasenöffnung, *F.* Hautfalte, die beim Schwimmen das Wasser in die vordere Nasenöffnung treibt.

Ähnlichkeit der Geruchsknospen mit Geschmacksknospen keine tiefere Bedeutung beigemessen werden. Die von den Riechzellen abgehenden Nervenfasern führen in den meist stark entwickelten, bei manchen Fischen sogar überaus mächtigen Riechlappen des Vorderhirns (Abb. 32).

Bei den *Selachiern* mit ihrem unterständigen Maul liegt das Geruchsorgan an der Ventralseite der Schnauze und steht bei manchen Formen durch eine Rinne mit dem Mund in Verbindung, ganz entsprechend einem gewissen Embryonalstadium bei den höheren Wirbeltieren.

Geschmacksknospen finden sich bei Fischen im ganzen Bereich der Mundhöhle, ohne jedoch auf diese beschränkt zu sein; der Aufenthalt im flüssigen Medium ermöglicht deren Vorkommen in der äußeren Körperhaut, und so sind sie auch über die Lippen und die weitere Umgebung des Mundes, besonders zahlreich über die „Barteln" mancher Fische, ja bisweilen — so beim Zwergwels (*Amiurus nebulosus*), beim Goldfisch und Karpfen — über den Rumpf bis zum Schwanz

[1]) Parker, G. H.: Olfactory reactions in fishes. Journ. of exp. zool. Bd. 8. 1910. — Parker, G. H.: The olfactory reactions of the common killifish. Ebenda Bd. 10. 1911. Copeland: The olfactory reactions of the Puffer or Swellfish. Ebenda Bd. 12. 1912.

hin verbreitet[1]). Im Gegensatz zu den Riechzellen haben wir *sekundäre Sinneszellen* vor uns, die von Zweigen des N. facialis, N. glossopharyngeus und N. vagus innerviert werden und in der Medulla oblongata, weit entfernt vom Riechhirn, ihr Zentrum haben[2]). Die zentrale Zusammengehörigkeit der Geschmacksorgane auch da, wo sie sich über die äußere Haut bis an den Schwanz hin ausdehnen, kommt klar darin zum Ausdruck, daß auch die Geschmacksknospen des Rumpfes bei *Amiurus*, wo sie am reichlichsten vorhanden sind, von einem besonderen Ast des N. facialis versorgt werden. Beim Goldfisch gesellen sich die betreffenden Facialisfasern dem N. lateralis bei[1]).

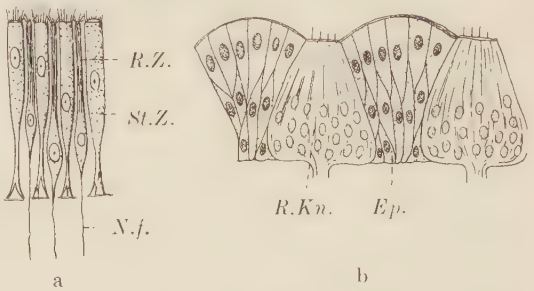


Abb. 31. a) Schema des Riechepithels. *St.Z.* bewimperte Stützzelle, *R.Z.* Riechzelle, *N.f.* Nervenfortsatz derselben. b) Schnitt durch die Riechschleimhaut eines Knochenfisches (Trigla) mit zwei „Riechknospen" (*R.Kn.*) im geschichteten Epithel (*Ep.*). Nach Blaue.

Die anatomische Betrachtung zeigt uns also im Geruchs- und Geschmacksorgan der Fische zwei gesonderte Sinnesorgane, von denen das eine, in der Nasenhöhle gelegen, mit Riechzellen (primären Sinneszellen) ausgestattet, den Lobus olfactorius als zugeordneten Hirnteil hat, während das andere, mit seinem Hauptsitz in der Mundhöhle, mit Schmeckzellen (sekundären Sinneszellen) ausgestattet, durch Hirnnerven versorgt wird, die am Vorderende des verlängerten Markes ihre Wurzel haben — eine volle Parallele zu den betreffenden Verhältnissen bei den höheren Wirbeltieren[3]).

Was wissen wir über die *Funktion* dieser Organe?

Fische, in deren Behälter man Regenwurmstückchen oder andere geeignete Nahrung einbringt, werden nach kurzer Zeit unruhig, sie beginnen zu suchen und finden das Futter, auch wenn durch Blendung der Gesichtssinn ausgeschaltet[4]) oder wenn auf andere Weise die Beute den Blicken entzogen ist; hängt man z. B. zwei äußerlich gleiche Leinwandbeutel in das Becken, von denen der eine Regenwurmstücke enthält, der andere nicht, so schnappen

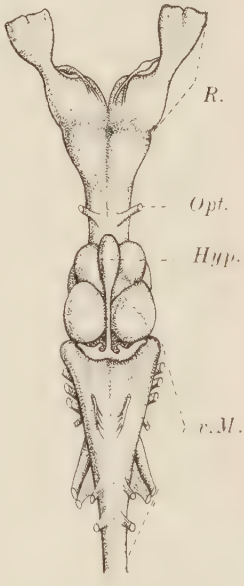


Abb. 32. Gehirn von Scymnus lichia (Hai), von der Ventralseite. *R.* Riechlappen des Vorderhirns, *Opt.* Opticus. *Hyp.* Hypophyse. *v.M.* verlängertes Mark (nach Bütschli).

[1]) Herrick, C. J.: The organ and sense of taste in fishes. Bull. of the Un. States fish Commission Bd. 22, S. 239—272. Washington 1904.

[2]) Herrick, C. J.: On the centers for taste and touch in the medulla oblongata of fishes. Journ. of comp. neurol. a. psychol. Bd. 16, S. 403—421. 1906.

[3]) Bei den Wirbeltieren sind die Riechzellen primäre, die Schmeckzellen sekundäre Sinneszellen. Bei den Wirbellosen aber sind nur primäre Sinneszellen bekannt, und jener morphologische Gegensatz ist hier, wo er unter Umständen ein sehr erwünschtes Unterscheidungsmerkmal zwischen Geruchs- und Geschmacksorganen abgeben könnte, nicht vorhanden.

[4]) Baglioni, S.: Zur Physiologie des Geruchssinnes und des Tastsinnes der Seetiere. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 22, S. 719 bis 723. 1909. — Baglioni, S.: Zur Kenntnis der Leistungen einiger Sinnesorgane und des Zentralnervensystems der Cephalopoden und Fische. Zeitschr. f. Biol. Bd. 53, S. 255—286. 1910.

Welse[1]) [geblendete fast noch besser als sehende[2])] nach dem Futterbeutel und *nur* nach diesem. Solche Versuche beweisen das Vorhandensein eines chemischen Sinnes, sagen aber noch nichts über dessen Lokalisation aus.

Durchtrennt man den Fischen beiderseits den N. olfactorius[1]) oder vernäht man — um keinen irreversiblen Zustand zu schaffen — die vordere Nasenöffnung mit feiner Seide[3]), oder schnürt man an Fischen, bei welchen die Nasenöffnungen auf hohen Papillen liegen, den Zugang zur Nasenhöhle durch eine Schlinge ab[4]), so sind die Tiere in all diesen Fällen nicht mehr imstande, den futterhaltigen Beutel von einem leeren zu unterscheiden; diese Fähigkeit stellt sich aber nach Entfernung der Ligatur rasch wieder her. Ebenso vermögen Haie, deren Nasenlöcher mit Watte verstopft sind, einen Fleischbeutel in ihrem Becken nicht zu finden, während sie ihn nach Entfernung der Wattestopfen rasch aufschnappen[5]). Die Reaktion auf die ins Wasser eingebrachte Nahrung wird also durch das *Geruchsorgan* vermittelt, und die Geschmacksknospen sind unbeteiligt.

Diese letzteren scheinen durch Fleisch erst dann erregt zu werden, wenn sie mit ihm in direkte Berührung kommen oder — was auf dasselbe hinauskommt — wenn man Fleischsaft in starker Konzentration auf sie einwirken läßt. Hierüber hat Herrick[6]) hübsche Versuche mitgeteilt: Zwergwelse, bei welchen — wie schon erwähnt — Geschmacksknospen über die ganze Körperhaut verteilt sind, wenden sich um und schnappen zu, wenn man ihre Flanken mit einem Stückchen Fleisch berührt. Sie schnappen auch nach einer Pipette, aus der man vorsichtig Fleischsaft gegen ihre Rumpfhaut strömen läßt, während sie nicht reagieren, wenn der Pipettenversuch mit reinem Wasser ausgeführt wird; sie unterscheiden auch sehr wohl an ihrer gesamten Körperhaut zwischen Berührung mit einem Stückchen reiner Watte und solcher, die vorher in Fleischsaft getaucht war. Bei anderen Fischarten, deren äußere Geschmacksknospen auf Lippen und Barteln beschränkt sind, gelingen die Versuche nur an diesen Stellen und nicht an der übrigen Körperhaut.

Von diesen Reaktionen auf normale Futterstoffe wohl zu unterscheiden ist die von Sheldon[7]) an Haien (*Mustelus*) und von Parker[8]) an Welsen beobachtete Empfindlichkeit der äußeren Haut für Säuren und Alkalien[9]) und (in erheblich geringerem Maße) für Salze. Die Aufnahme des Reizes erfolgte bei diesen Versuchen durch die freien Nervenendigungen in der Haut, und die Leitung durch die sensibeln *Rückenmarks*nerven. An Welsen fand Parker, daß nach Durchschneidung des Facialisastes, der die Geschmacksknospen des Rumpfes

---

[1]) Parker, G. H.: Olfactory reactions in fishes. Journ. of exp. zool. Bd. 8, S. 535 bis 542. 1910.

[2]) Olmsted, J. M. D.: Experiments on the nature of the sense of smell in the common catfish, Amiurus nebulosus. Americ. journ. of physiol. Bd. 46, S. 443—458. 1918.

[3]) Parker, G. H.: The olfactory reactions of the common killifish Fundulus heteroclitus. Journ. of exp. zool. Bd. 10, S. 1—5. 1911.

[4]) Copeland, M.: The olfactory reactions of the Puffer or Swellfish, Spheroides maculatus. Journ. of exp. zool. Bd. 12, S. 363—368. 1912.

[5]) Vgl. G. H. Parker: The directive influence of the sense of smell in the dogfish. Bull. Un. St. Bur. of fisheries Bd. 33, S. 63—68. Washington 1915. — Ferner: Sheldon, A. E.: The sense of smell in Selachians. Journ. exper. Zool. Bd. 10, S. 51—61. 1911.

[6]) Herrick, C. J.: The organ and sense of taste in fishes. Bull. of the Un. States fish commission Bd. 22, S. 239—272. Washington 1904.

[7]) Sheldon, R. E.: The reactions of the Dogfish to chemical stimuli. Journ. of comp. neurol. a. psychol. Bd. 19, S. 273—311. 1909.

[8]) Parker, G. H.: The sense of taste in fishes. Science N. S. Bd. 27, S. 453. 1908. — Parker, G. H.: The relation of smell, taste and the common chemical sense in vertebrates. Journ. of acad. nat. sc. Philadelphia Bd. 15 (2. Ser.), S. 221—234. 1912.

[9]) Vgl. auch Wells: Reactions and resistance of fishes in their natural environment to acidity, alkalinity and neutrality. Biol. bull. Bd. 29, S. 221—257. 1915.

versorgt (vgl. S. 215), die Empfindlichkeit der Flanken der Fische für Fleischsaft aufgehoben war, während Säuren und Alkalien unvermindert wirksam blieben. Man wird bei letzteren im Hinblick auf die erwähnten Aufnahmestellen und Leitungsbahnen eher an die Erregung eines „Schmerzsinnes" als an einen „chemischen Sinn" zu denken haben. Für die Annahme einer qualitativen Unterscheidung zwischen Säuren, Alkalien und Salzen vermittels dieser Hautnerven ergaben die Versuche keinen Anhaltspunkt. Die Reaktion war in allen Fällen eine Abwehr- oder Fluchtbewegung.

Aus den bisher besprochenen Versuchen folgt, daß Fleischsaft in großer Verdünnung auf das Geruchsorgan, in starker Konzentration auch auf die Geschmacksknospen wirkt. Es läßt sich aber aus ihnen nicht ersehen, ob in beiden Fällen die gleiche chemische Substanz wirksam ist oder ob Geruchs- und Geschmacksorgane auf verschiedene Komponenten dieses komplexen Reizstoffes ansprechen. Die erste Andeutung, daß das letztere der Fall sein könnte, ist einer älteren Untersuchung v. Uexkülls[1]) an Katzenhaien zu entnehmen: Wie andere Fische beginnen auch die Haie lebhaft zu suchen, wenn man Futter (eine Sardine oder eine Eledone), sei es offen, sei es in einem Beutel eingebunden, in ihr Becken bringt. Ja bei hungrigen Tieren genügt das Eintauchen der Hand, die vorher eine Sardine angefaßt hat, um nach wenigen Minuten alle Insassen in die größte Aufregung zu versetzen; knetet man eine tote Sardine tüchtig in Chininpulver, so wird sie wie andere Sardinen aufgespürt und erfaßt, dann aber so lange wieder ausgespuckt, bis nach einiger Zeit das Chinin ausgewaschen ist. Hier wird anscheinend eine Substanz „geschmeckt", die weder aus der Ferne noch aus nächster Nähe „gerochen" wird.

Die *qualitativen Leistungen des Geschmackssinnes* bei Fischen zu analysieren und von den Leistungen des Geruchssinnes genauer abzugrenzen, ist aber weder von Uexküll noch später versucht worden. Darum hat Strieck[2]) auf meine Veranlassung geprüft, ob es möglich ist, Ellritzen (*Phoxinus laevis*) auf chemisch wohldefinierte, in Wasser gelöste Schmeck- und Riechstoffe zu dressieren.

Als *Schmeckstoffe* dienten, entsprechend den vier vom Menschen bekannten Geschmacksqualitäten: Traubenzucker, Essigsäure, Chininum hydrochlor. und Kochsalz; als *Riechstoffe*: Scatol, Cumarin und künstlicher Moschus. Um den Gesichtssinn von vornherein auszuschließen, wurde nur mit geblendeten Fischen (beide Bulbi exstirpiert) gearbeitet. Die Dressur z. B. auf Traubenzucker erfolgte in der Weise, daß ein Fisch zunächst mehrere Tage mit Fleisch gefüttert wurde, das vorher in einer Zuckerlösung gelegen hatte. In einer zweiten Etappe der Dressur wurden ihm zwischendurch ungenießbare Objekte (Wattebäuschchen) angeboten, die — um diesen Faktor identisch zu machen — mit Fleischsaft und, statt der Zuckerlösung, mit Essigsäure-, Chinin- oder Salzlösung durchtränkt waren. In analoger Weise wurde bei der Dressur auf die anderen Schmeckstoffe und auf die Riechstoffe verfahren. Nach 3—4 Wochen waren die Fische so weit dressiert, daß sie für die Versuche reif waren.

Das Ergebnis läßt sich kurz dahin zusammenfassen: Die Dressur auf alle vier verwendeten Schmeckstoffe ist gelungen. Ein auf „Süß" dressierter Fisch begann lebhaft zu schnappen, sobald er in den Diffusionsbereich eines mit Zuckerlösung getränkten, in das Bassin versenkten Wattebausches kam, während er sich von sauren, bitteren und salzigen Wattebauschen abwandte. Entsprechend benahmen sich die auf die drei anderen Schmeckstoffe sowie die auf die Riechstoffe dressierten Fische. Ein einschneidender Unterschied aber offenbart sich, wenn man Tiere ohne Bulbi olfactorii zum Vergleich heranzieht (bei letzteren war, um radikal zu sein, das ganze Vorderhirn exstirpiert, was die Munterkeit

[1]) Uexküll, J. v.: Vergleichend-sinnesphysiologische Untersuchungen. I. Über die Nahrungsaufnahme des Katzenhaies. Zeitschr. f. Biol. Bd. 32, S. 548–566. 1895.

[2]) Strieck, R.: Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn der Ellritze. Zeitschr. f. vergl. Physiol. (Abt. C der Zeitschr. f. wiss. Biol.) Bd. 2, S. 122—154. 1924.

dieser Fische in keiner Weise beeinträchtigt): die Dressur auf die vier *Schmeckstoffe* gelingt in genau gleicher Weise bei Ellritzen mit und ohne Vorderhirn, während eine noch so lange fortgesetzte Dressur auf die drei *Riechstoffe* bei Tieren ohne Bulbi olfactorii — und nur bei diesen — erfolglos blieb.

Es besteht also nicht nur in anatomischer, sondern auch in physiologischer Beziehung eine Parallele zwischen den Organen des chemischen Sinnes bei Fischen und bei uns. Soweit unsere Erfahrungen bisher reichen, gilt der Satz: *Wässerige Lösungen von Stoffen, die für uns Schmeckstoffe sind, werden auch von den Fischen nach den für uns bestehenden vier Qualitäten unterschieden, wobei ihr Geruchsorgan unbeteiligt — zum mindesten entbehrlich — ist; wässerige Lösungen von Stoffen, die für uns Riechstoffe sind, werden auch von den Fischen geruchlich unterschieden und wirken nicht auf ihre Geschmacksorgane.* Eine weitere Parallele besteht darin, daß die Riechstoffe auch bei den Fischen im allgemeinen in weit größerer Verdünnung wirksam sind als die Schmeckstoffe, wodurch das Geruchsorgan zum Aufspüren der Nahrung, der Geschmackssinn zu deren näherer Prüfung besonders befähigt erscheint.

Bei den *Amphibien* bietet die Frage nach einem *Riechvermögen* besonderes Interesse durch den wechselnden Aufenthalt der Tiere im Wasser und auf dem Lande.

Im Gegensatz zu den Fischen stehen hier, wie bei den höheren Wirbeltieren, die Nasenhöhlen durch die inneren Nasenöffnungen (Choanen) mit der Mundhöhle in Verbindung. Während die Frösche so weit Landtiere geworden sind, daß sie beim Aufenthalt unter Wasser die Atembewegungen sistieren[1]), findet bei den Molchen sowohl über wie unter Wasser eine „Mundhöhlenatmung" statt, wobei durch Senkung des Mundhöhlenbodens das respiratorische Medium — in einem Falle Luft, im anderen Wasser — durch die Nasenlöcher eingesogen wird und am Riechepithel vorbeistreicht. (Die in größeren Intervallen erfolgende *Lungen*ventilation, zu welcher das Wassertier an die Oberfläche emporkommen muß, ist in diesem Zusammenhange nicht von Interesse.)

Daß Molche *im Wasser* riechen können, ist durch Beobachtungen von Reese[2]) und Copeland[3]) an *Diemyctylus viridescens* und von Burr[4]) an Axolotln sehr wahrscheinlich gemacht, durch die weiteren Versuche von Nicholas[5]) an Axolotln und von Matthes[6]) an Tritonen völlig sichergestellt. Hier genügt es, auf die sorgfältigen Untersuchungen von Matthes, die zur Klärung das meiste beigetragen haben, etwas näher einzugehen:

Zunächst ließ sich zeigen, daß Molche ganz so, wie wir es von Fischen gehört haben, durch chemische Stoffe, die von einem geeigneten Futter ins Wasser diffundieren, in Aufregung versetzt und zur Beute geleitet werden können. Sie nehmen hierbei eine typische „Witterungsstellung" ein (Abb. 33), wobei die Nasenlöcher dem Boden genähert und die Atembewegungen verstärkt werden, entsprechend dem „Schnüffeln" eines witternden Hundes. Auch *unsichtbares* Futter ist wirksam: so wird ein Beutel mit zerschnittenen Regenwürmern aus einer Entfernung von einigen Zentimetern aufgesucht und dann angebissen, während ein gleicher Beutel, mit Steinchen gefüllt, nicht beachtet wird; schon allein durch

[1]) Ihre Nasenhöhle ist auch unter Wasser mit Luft gefüllt.

[2]) Reese, A. M.: Food and chemical reactions of the spotted Newt, Diemyctylus viridescens. Journ. of anim. behav. Bd. 2, S. 190—208. 1912.

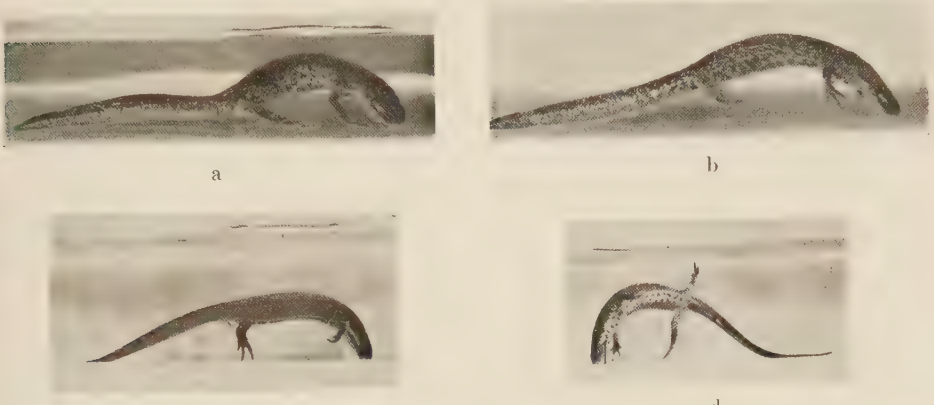
[3]) Copeland, M.: The olfactory reactions of the spotted Newt, Diemyctylus viridescens. Journ. of anim. behav. Bd. 3, S. 260—273. 1913.

[4]) Burr, H. S.: The effects of the removal of the nasal pits in Amblystoma embryos. Journ. of exp. zool. Bd. 20, S. 27—49. 1916.

[5]) Nicholas, J. S.: The reactions of Amblystoma tigrinum to olfactory stimuli. Journ. of exp. zool. Bd. 35, S. 257—281. 1922.

[6]) Matthes, E.: Das Geruchsvermögen von Triton beim Aufenthalt unter Wasser. Zeitschr. f. vergl. Physiol. Bd. 1, S. 57—83. 1924.

einen Extrakt aus Regenwürmern kann man den Molch zur Annahme der Witterungsstellung, ja zum Schnappen in den Boden des Aquariums veranlassen (Abb. 33 d). Geblendete Molche verhalten sich in dieser Beziehung ebenso wie sehende, nach *Olfactorius*durchtrennung bleiben aber die Reaktionen aus. Hiermit wäre erwiesen, daß wir es mit einer *Geruchs*- und nicht mit einer *Geschmacks*reaktion zu tun haben, wenn nicht der Einwand eine gewisse Berechtigung hätte, daß die Olfactoriusdurchtrennung einen schweren, die allgemeine Reaktionsfähigkeit herabsetzenden Eingriff bedeute.



a b c d

Abb. 33. Die „Witterungsstellung" von Triton, in vier aufeinanderfolgenden Momenten (*a*—*d*): *d*: der Molch schnappt, durch Regenwurmextrakt dazu veranlaßt, in den Boden des Gefäßes. *a* und *b* *Tr. cristatus*, *c* und *d* *Tr. vulgaris*. (Nach Matthes.)

Um das Geruchsorgan in schonenderer Weise auszuschalten, verschloß Matthes die Nasenöffnungen durch eine Kollodiumkappe. Nun zeigte sich aber, daß hierdurch nicht nur der Geruchssinn, sondern auch ein etwa vorhandener, in der Mundhöhle lokalisierter Geschmackssinn außer Funktion gesetzt war, da die Tiere nach Verschluß der Nasenlöcher die Mundhöhlenatmung völlig einstellten. Die Entscheidung, ob es sich um Geruchs- oder Geschmacksreaktionen handle — worauf es ja vor allem ankam —, war also auch auf diesem Wege nicht zu erbringen; und so verfiel Matthes auf folgenden Ausweg: Er brachte zwischen den beiden Nasenlöchern einen künstlichen dritten Nasengang an, wobei ein Verschluß der Wunde durch ein eingesetztes feines Glasröhrchen verhindert wurde (Abb. 34). Wenn jetzt die natürlichen Nasenöffnungen verklebt und so die Geruchsorgane außer Funktion gesetzt wurden, fielen alle oben beschriebenen Witterungsreaktionen aus, obwohl die Mundatmung durch die künstliche Öffnung ungehindert fortbestand und die Geschmacksknospen des Mundes in normaler Weise gereizt werden konnten. Nach Entfernung der Nasenkappen stellte sich das Witterungsvermögen wieder her.

Abb. 34. Triton cristatus mit künstlichem dritten Nasengang zwischen den natürlichen Nasenöffnungen. (Nach Matthes.)

Matthes konnte nun weiter zeigen[1]), daß die gleichen Molche auch *beim Aufenthalt an Land* auf Geruchsreize reagieren. Sie erschnappen und verschlingen Wattebäuschchen, die mit Regenwurmsaft getränkt sind, beißen in Regenwurmbeutel wie die Wassertiere, finden in der Erde vergrabene Regenwurmstücke usw., gleichgültig, ob sie sehend oder blind sind. Daß hier die Reaktionen durch einen Geschmackssinn oder durch eine Empfindlichkeit der äußeren Körperhaut für chemische Reize vermittelt sei, war von vornherein nicht gut denkbar. Daß eine Äußerung des Geruchssinnes vorliegt, ließ sich überdies auf folgende Weise sicherstellen: Molche mit einseitig durchtrenntem Olfactorius reagierten in nor-

[1]) Matthes, E.: Das Geruchsvermögen von Triton beim Aufenthalt an Land. Zeitschr. f. vergl. Physiol. Bd. 1, S. 590—606. 1924.

maler Weise auf den Beuteduft, wenn die normale Seite als Atemweg offen stand und die operierte Seite verschlossen war, während die Reaktionen vollständig ausblieben, sobald der Nasengang der operierten Seite offen und der andere verschlossen wurde.

Nimmt man einen Triton cristatus, der im Wasser auf Regenwurmsaft in der geschilderten Weise reagiert hat, aus dem Aquarium heraus, so stößt er das in Mund und Nasenhöhle vorhandene Wasser durch eine kräftige Kehlbewegung aus, geht zur Luftatmung über, und sein Geruchsorgan ist sofort zur Reception gasförmiger Duftstoffe fähig. Mit dem Moment des Untertauchens füllen sich die Nasengänge mit Wasser, ohne daß das Riechvermögen leidet. *Die Ansicht, daß das wesentliche Kennzeichen eines Geruchsorganes die Zufuhr gasförmiger Reizstoffe sei, kann nicht treffender widerlegt werden.*

Über das Riechvermögen der *Kröten* und *Kaulquappen* hat Risser[1]) gearbeitet, aber mit einer Methodik, die wenig befriedigt und keine zuverlässigen Schlüsse gestattet. So viel scheint sicher, daß sich die Kröten beim Aufsuchen der Nahrung nicht in dem Maße wie Tritonen durch Geruchsreize leiten lassen.

Durch die gegebene Möglichkeit, das Riechvermögen unter Wasser und an der Luft zu prüfen, führen die Amphibien über das hinaus, was uns die Fische gelehrt haben. Dagegen ist die bei den Fischen so klare Duplizität des chemischen Sinnes bei Amphibien bis heute nicht erwiesen. *Ein Geschmackssinn ließ sich bisher bei Amphibien experimentell nicht feststellen.*

Das Vorhandensein von Geschmacksknospen im Munde von *Schwanzlurchen* läßt bei diesen allerdings einen Geschmackssinn vermuten. Doch werden Regenwurmstücke, die dick mit Chinin bepulvert sind, von Triton anstandslos und ohne Zeichen von Mißbehagen hinuntergeschlungen[2]) (vgl. dagegen Uexkülls Haie, S. 217). Aus den Versuchen von Reese[3]) läßt sich nicht entnehmen, ob die beobachteten Reaktionen von *Diemyctylus* auf Säuren, Alkalien, Bitterstoffe und Salze Geschmacksreaktionen waren oder nicht. Bei *Fröschen* und *Kröten* sind die auf der Zunge vorhandenen, früher für Geschmacksorgane gehaltenen „Endplatten" wohl als Tastorgane anzusprechen[4]), Reaktionen auf Schmeckreize sind nicht beobachtet.

Auch unter den höheren Wirbeltieren gibt es solche, die an ein Leben im Wasser angepaßt sind. Für *Schildkröten* liegen Angaben von Honigmann[5]) vor, wonach sie unter Wasser ebensogut riechen wie an Land. Bei den extremsten Wassersäugetieren, den *Walen*, ist das Geruchsorgan rudimentär geworden. Wenn man dies als Argument dafür geltend gemacht hat, daß ein Riechen im Wasser nicht möglich sei, hat man nicht bedacht, daß die Wale die Luftatmung beibehalten haben; daß sie die Luft an der Oberfläche aus jenem Bereich einholen, der ihnen weder Nahrungsstoff noch andere biologisch bedeutsame Reize bieten kann und *daß ihr Element, das Wasser, zum Nasenraum niemals Zutritt erhält.* Die Rückbildung ihres Geruchsorgans wird man damit in Zusammen-

[1]) Risser, J.: Olfactory reactions in amphibians. Journ. of exp. zool. Bd. 16, S. 617 bis 652. 1914.

[2]) Matthes, E.: Die Rolle des Gesichts-, Geruchs- und Erschütterungssinnes für den Nahrungserwerb von Triton. Biol. Zentralbl. Bd. 44, S. 72—87 (S. 83). 1924.

[3]) Reese: Food and chemical reactions of the spotted Newt, Diemyctylus viridescens. Journ. of anim. behav. Bd. 2, S. 190—208. 1912.

[4]) Bethe, A.: Die Nervenendigungen im Gaumen und in der Zunge des Frosches. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44, S. 185—206. 1895.

[5]) Honigmann, H.: Zur Biologie der Schildkröten. Biol. Zentralbl. Bd. 41, S. 241—250. 1921, und mündliche Mitteilungen.

hang bringen dürfen, daß es für sie biologisch bedeutungslos geworden ist; aber mit der Frage, ob im Wasser gelöste Stoffe gerochen werden können, hat dies gar nichts zu tun.

3. Das Jacobsonsche Organ.

Bei der Mehrzahl der Wirbeltiere erfährt *ein Teil des Riechepithels* eine räumliche Sonderung, indem er in eine eigene mit der Nasenhöhle oder mit dem Munde kommunizierende Höhlung verlegt wird. Da dieser abgezweigte Teil des Riechepithels, das sog. *Jacobsonsche Organ*, beim Menschen rudimentär ist, können wir aus unserem eigenen Sinnesleben über die Sonderfunktion dieses Gebildes nichts erfahren. Eine experimentelle Klarstellung seiner Funktion bei Tieren, die kaum mit übermäßigen Schwierigkeiten zu rechnen hätte, ist bisher nicht ernstlich versucht worden. Die anatomischen Tatsachen und neuere Angaben von Broman weisen immerhin nach einer bestimmten Richtung.

Über die *anatomischen Verhältnisse* muß folgendes vorausgeschickt werden: Bei Fischen hat man versucht, die erste Andeutung eines Jacobsonschen Organs nachzuweisen; räumlich gesondert tritt es uns zum erstenmal bei *Amphibien* entgegen, wo die Nasenhöhle eine spaltförmige, seitliche Ausstülpung besitzt, die mit Drüsen und an einer beschränkten Stelle mit Riechepithel (Jacobsonsches Organ) versehen ist. Der Querschnitt durch den Kopf eines Triton (Abb. 35) zeigt eine einfache Form[1]), bei den Fröschen ist die Ausstülpung komplizierter gestaltet. Bei den *Schlangen* und *Eidechsen* entsteht das Organ gleichfalls als eine mit Riechepithel ausgestattete Ausstülpung der Nasenhöhle, verliert aber bei der weiteren Embryonalentwicklung durch die Ausbildung des harten Gaumens den Zusammenhang mit dieser und kommuniziert dann mit der Mundhöhle (Abb. 36). Die nicht ganz geklärten Verhältnisse bei Schildkröten und die Krokodile sowie die Vögel, bei welchen das Jacobsonsche Organ rudimentär ist, können hier übergangen werden. Unter den *Säugetieren* ist es bei Robben und Walen, bei manchen Fledermäusen und Affen sowie beim Menschen verkümmert; sonst liegt es als meist wohlentwickeltes, paariges Gebilde an der medialen Seite des Nasenhöhlenbodens und mündet entweder am Boden der Nasenhöhle oder, häufiger, in die beiden Stenonschen Gänge (denen die Canales incisivi am knöchernen Schädel entsprechen). Durch diese steht das Jacobsonsche Organ in der Regel mit dem Dach der Mundhöhle und mit dem Boden der Nasenhöhle in offener Verbindung (Abb. 37). Die Kommunikation mit der Mundhöhle ist bisweilen — so bei den Pferden — obliteriert.

Abb. 35. Querschnitt durch den Kopf eines Triton (ohne Unterkiefer); *H.* Haupthöhle der Nase, *R.* Riechknospen, *J.O.* Seitlicher Nasengang, sog. Jacobsonsches Organ, *Rep.* Riechepithel desselben, *Dr.Ep.* Drüsenepithel. (Nach einem Präparat von Matthes.)

Bei der Beurteilung der *Funktion* muß vor allem berücksichtigt werden, daß das Sinnesepithel des Jacobsonschen Organs überall von einem starken

[1]) v. Mihalkovics (zit. auf S. 223) bestreitet allerdings, daß dieser seitliche Nasengang von Triton dem Jacobsonschen Organ der höheren Wirbeltiere homolog sei.

Ast des Olfactorius innerviert und, histologisch betrachtet, typisches Riechepithel ist. Wir haben also keinen Grund, an der Geruchsfunktion des Organs zu zweifeln. Eine Schwierigkeit hat man darin gesehen, daß bei Reptilien und Säugetieren der Verbindungsgang mit der Mundhöhle bzw. mit der Nasenhöhle außerordentlich eng und ein Hineindiffundieren von Riechstoffen kaum vorstellbar ist. Hier haben aber die Untersuchungen von Broman[1]) Aufklärung gebracht. Er fand den Hohlraum des Jacobsonschen Organs bei Reptilien und Säugetieren mit Flüssigkeit (seröses Drüsensekret) erfüllt und durchweg einen besonderen Mechanismus ausgebildet, der es dem Tier gestattet, durch die Mündung des Organs weitere Flüssigkeit in das Lumen aufzusaugen bzw. wieder auszupressen[2]). Seine Versuche an Meerschweinchen und Hunden beweisen, daß eine in die Nähe der Mündungsstelle gebrachte Tuschelösung tatsächlich in das Jacobsonsche Organ aufgesogen werden kann. Das Tier vermag also von der Stelle her, wo das Organ mit der Mund- oder Nasenhöhle in Verbindung steht, eine flüssige „Riechprobe" aufzunehmen.

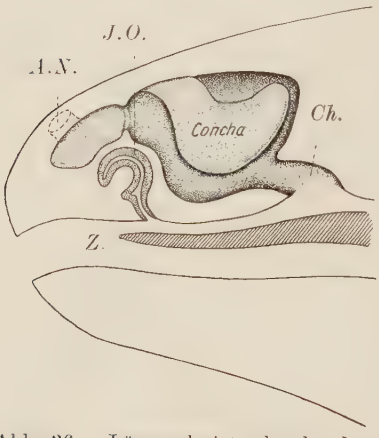


Abb. 36. Längsschnitt durch den Vorderkopf einer Eidechse, etwas rechts von der Mittellinie; rechte Nasenhöhle mit der (einzigen) Nasenmuschel von der Medianseite gesehen. *A.N.* Äußere Nasenöffnung, *Ch.* Choane, *J.O.* Jacobsonsches Organ, *Z.* Zungenspitze. (Nach Bütschli, etwas verändert.)

Die besondere Aufgabe dieses abgezweigten Riechorgans kann schwerlich bei allen Wirbeltieren einheitlich sein. Wo es mit der Mundhöhle in Verbindung steht, scheint es zu einer geruchlichen Prüfung der in den Mund aufgenommenen Nahrung besonders geeignet — eine Aufgabe, die bei uns nur der Regio olfactoria der Nasenhöhle und den von hinten durch die Choanen zu ihr diffundierenden Duftstoffen überlassen bleibt. Jene Säugetiere, bei welchen die Verbindung mit der Mundhöhle obliteriert ist, können nur vom Nasenhöhlenboden „Riechproben" in Form des Drüsensekretes, das ständig hier zu finden ist, aufnehmen — eine Besonderheit, die vorläufig nicht verständlich ist.

Bei Echsen und Schlangen liegen die beiden Spitzen der gespaltenen Zunge gerade an den Stellen, wo die Jacobsonschen Organe in die Mundhöhle münden (Abb. 36). Das auffällige Bezüngeln der Beute, das besonders bei Schlangen dem Entschluß zum Zufassen vorausgeht, könnte so aufgefaßt werden, daß durch die Zungenspitze Riechstoffe vom Beutetier an die Mündung der Jacobsonschen Organe übertragen werden (Broman). Daß auch bei Wasserschlangen die Gewohnheit besteht, Fische vor dem Ergreifen zu bezüngeln, und daß bei ihnen das Geruchsorgan der Nasenhöhle rückgebildet, das Jacobsonsche Organ aber stattlich ist[3]), ist in diesem Zusammenhang von Interesse. Die Schlange be-

[1]) Broman, J.: Das Organon vomero-nasale Jacobsoni ein Wassergeruchsorgan. Anat. Hefte (1. Abt.) Bd. 58, S. 143—191. 1920.

[2]) Parker (Smell, taste and allied senses in the vertebrates, S. 100, Philadelphia u. London 1922) teilt allerdings mit, daß man nach einer unpublizierten Beobachtung von Hamlin an frisch getöteten Säugetieren oft Luft im Jacobsonschen Organ finde; sehr von Belang scheint mir dies nicht zu sein; es ist leicht vorstellbar, daß je nach Umständen gelegentlich auch eine Gasblase durch den Pumpmechanismus aufgesogen wird.

[3]) Kathariner, L.: Die Nase der im Wasser lebenden Schlangen als Luftweg und Geruchsorgan. Zool. Jahrb. (syst. Abt.) Bd. 13, S. 415—442. 1900.

züngelt übrigens keineswegs nur die Beute, sondern alles, was sie interessiert, ja sie züngelt, wenn sie nicht gerade ruht, unaufhörlich. Die Bemerkung von Lenz[1]): „Sie scheint nicht bloß das zu fühlen, was sie unmittelbar mit der Zunge berührt, sondern selbst auf eine Entfernung von etwa 1 cm durch diese von unberührten Gegenständen Kunde zu erlangen", würde durch die Annahme, daß die Zunge Geruchsreize überträgt, verständlich.

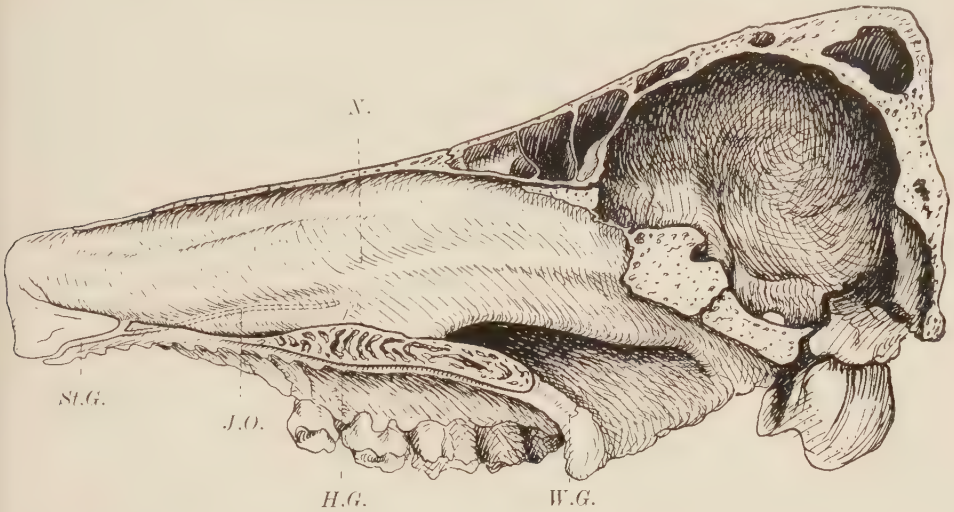


Abb. 37. Längsschnitt durch den Kopf eines Rindes, knapp links neben der Nasenscheidewand (*N.*); etwas schematisiert; *St.G.* Stenonscher Gang, *J.O.* Jacobsonsches Organ, *H.G.* harter Gaumen, *W.G.* weicher Gaumen.

Da diese und andere Vermutungen dem Experiment zugänglich, bisher aber nicht näher geprüft sind[2]), so sollen sie hier nicht weiter ausgesponnen werden.

II. Arthropoden.

An Höhe der Differenzierung stehen die Arthropoden den Wirbeltieren nicht nach. Aber ihr Bauplan ist ein anderer, und die Organe des chemischen Sinnes haben mit denen der Wirbeltiere so wenig gemein, daß ein morphologischer Vergleich zu nichts führt. Bei den am besten untersuchten Insekten kann man trotzdem infolge der räumlichen Sonderung der Organe und ihrer funktionellen Verschiedenheit Geruchs- und Geschmackssinn auseinanderhalten. Ob dies auch bei den wasserbewohnenden Insektenformen möglich ist, ist nach den bisherigen unzulänglichen Untersuchungen nicht zu entscheiden. Bei den typischen Wasserarthropoden, den Krebsen, ergeben sich jedenfalls Schwierigkeiten.

1. Landbewohner.

a) Geruchssinn der Insekten.

Als *Sitz des Geruchssinnes* sind von verschiedenen Autoren so ziemlich alle Körperteile der Insekten in Anspruch genommen worden, die ihrer Lage nach in

[1]) Lenz: Brehms Tierleben 4. Aufl., Bd. V, S. 230. Leipzig u. Wien 1913.

[2]) Mit der Angabe von V. v. Mihalkovics (Nasenhöhle und Jacobsonsches Organ. Anat. Hefte [1. Abt.] Bd. 11, S. 1—107. 1899), daß Katzen und Kaninchen nach Ausbrennen der Stenonschen Gänge noch munter Nahrung aufnehmen, ist nichts anzufangen.

Betracht kommen konnten[1]). Heute wissen wir, daß bei den *Bienen* die Geruchsorgane an den *Fühlern* (Antennen) lokalisiert sind. Viele Beobachtungen und Versuche sprechen dafür, daß dies für Insekten allgemein gilt; allerdings scheinen sie nicht überall auf die Antennen beschränkt zu sein, sondern bei manchen Insekten außerdem an den benachbarten Körperanhängen (Palpen der Mundgliedmaßen) vorzukommen.

Daß die Antennen der vornehmliche oder ausschließliche Sitz der Geruchsorgane sind, geht schon daraus hervor, daß die Fühler bei Insekten mit gutem Riechvermögen im allgemeinen viel mächtiger sind als bei Formen mit schlecht entwickeltem Geruchssinn. Kein anderes Organ der Insekten zeigt diese Korrelation. Auch weisen einfache Beobachtungen an lebenden Insekten unzweideutig nach dieser Richtung. Schlupfwespen, deren Larven in „Holzwürmern" parasitieren, machen z. B. unter der Leitung des Geruchssinnes die Stelle an Baumstämmen ausfindig, wo der eingesetzte Legebohrer — oft in beträchtlicher Tiefe — auf das Opfer trifft. Die Art und Weise, wie die ruhende Schlupfwespe mit den Fühlern die Oberflächen des Holzes abtrillert und wie schließlich unter

Abb. 38. Schlupfwespe (Ephialtes manifestator L.) auf einem Fichtenstamm beim Aufsuchen von Larven, die in der Tiefe des Holzes leben und in welche sie vermittels des Legebohrers ihre Eier absetzt; *a*, *b*, *c* drei aufeinanderfolgende Stadien. Die Fühler sind in vibrierender Bewegung. (Nach Dingler.)

Führung der vibrierenden Fühlerspitzen der Bohrer ins Holz gesenkt wird (Abb. 38), ist nur verständlich, wenn die Antennen die Geruchswerkzeuge sind.

Forel[2]) hat gezeigt, daß Ameisen, Wespen, Fliegen, Käfer und Schmetterlinge nach Amputation der Antennen nicht mehr auf Duftreize reagieren. Von anderen Seiten wurde dies vielfach bestätigt[3]). Demgegenüber vertrat in jüngster Zeit Mc Indoo in einer Reihe von Arbeiten[4]) auf Grund von wenig überzeugenden histologischen und experimentellen Untersuchungen die Ansicht, daß die Geruchsorgane der Bienen und anderer Insekten nicht an den Fühlern, sondern hauptsächlich an den Flügeln und Beinen sitzen. Gegen Forel wendet er ein, daß die Amputation der nervenreichen Antennen einen zu schweren Eingriff bedeute, der eine allgemeine Reaktionsunfähigkeit der Tiere und nicht nur den Ausfall des Geruchssinnes zur Folge habe.

Demgegenüber fand ich[1]): Bienen, die auf einen Duft dressiert sind (vgl.

[1]) Vgl. K. v. Frisch: Über den Sitz des Geruchssinnes bei Insekten. Zool. Jahrb. (phys. Abt.) Bd. 38, S. 1—68. 1921, auch als Buch: Jena 1921; daselbst auch die Literatur.

[2]) Forel, A.: Das Sinnesleben der Insekten. S. 94—106. München 1910.

[3]) Vgl. z. B. W. M. Barrows: The reactions of the pomace fly, Drosophila ampelophila, to odorous substances. Journ. of exp. zool. Bd. 4, S. 515—537. 1907; und die hübschen Versuche von Knoll am Tagfalter *Charaxes jasius*, in Knoll: Insekten und Blumen. Abh. d. zool.-botan. Ges. Wien Bd. 12, H. 2, S. 351—360. 1922.

[4]) Zit. bei v. Frisch: Über den Sitz des Geruchssinnes bei Insekten. Zool. Jahrb. (phys. Abt.) Bd. 38, S. 1—68. 1921, auch als Buch: Jena 1921.

S. 226) und den Dressurduft unter anderen Düften mit Sicherheit herausfinden, haben nach Amputation beider Fühler die Fähigkeit zu dieser Unterscheidung völlig verloren; auf eine *Farbe* dressierte Bienen unterscheiden nach Vornahme der gleichen Operation die Dressurfarbe von anderen Farben so sicher wie zuvor. Das Abschneiden der Fühler hat also bei der Biene keine „allgemeine Reaktionsunfähigkeit", wohl aber den Ausfall des Geruchssinnes zur Folge. Dies ließ sich noch durch mancherlei Kontrollversuche erhärten[1]).

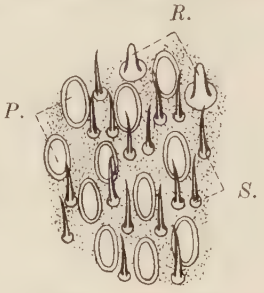


Abb. 39. Ein kleines Stückchen eines Bienenfühlers, von der Fläche gesehen, etwa 400fach vergrößert. *R.* Riechkegel, *P.* Porenplatten, *S.* Sinneshaare.

Die mikroskopische Untersuchung der Insektenfühler hat einen verwirrenden Reichtum an verschieden gestalteten Sinnesorganen enthüllt[2]). Zum Teil sind es Tasthaare, zum Teil Organe mit noch unbekannter Funktion. Aber auch jene Gebilde, die wir aus guten Gründen für die Riechorgane halten, sind bei verschiedenen Insekten so mannigfach gestaltet, daß ein Überblick hier nicht gegeben werden kann. Von allgemeinerem Interesse ist nur, daß häufig auch bei ein und derselben Art 2 Typen von Geruchsorganen nebeneinander auf den Antennen vorkommen: die einen ragen über die Fühleroberfläche und über den Wald von anderen kleinen Härchen empor („Riechkegel", Abb. 39, *R*; Abb. 40a) und spielen dadurch wohl eine besondere Rolle, wenn duftende Gegenstände mit den Fühlern betastet werden; die anderen liegen in einer Ebene mit der Fühleroberfläche („Porenplatten", Abb. 39, *P*; Abb. 40b) oder sogar in Grübchen eingesenkt („Grubenkegel", Abb. 40c) und dürften besonders während des Fluges, wenn die Luft rasch vorüberstreicht, in Funktion treten. In allen Fällen ist der Chitinpanzer, der ja den ganzen Insektenkörper und alle seine Anhänge überzieht, an der Stelle der Riechnervenendigung außerordentlich verdünnt, so daß die Riechstoffe eindringen können[3]).

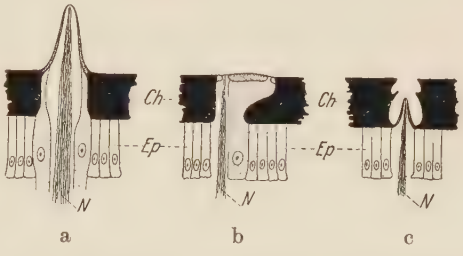


Abb. 40. Schnitte durch Geruchsorgane von Insektenfühlern, schematisch: a Riechkegel, b Porenplatte, c Grubenkegel. *Ch.* Chitin, *Ep.* Epithel, *N.* Nervenendstrang.

Die Lage der Geruchsorgane an den Antennen wird zur Folge haben, daß die Insekten — im Gegensatze zu Wirbeltieren — *Geruchs-* und *Tast-*eindrücke in engste Verbindung

[1]) Jüngst veröffentlichte Versuche von Hartwell zeigen, daß auch bei *Termiten* der Sitz des Geruchssinnes auf die Fühler beschränkt ist. Hartwell: A study of the olfactory sense of termites. Ann. of the entomol. soc. of America Bd. 17, S. 131—160. 1924.

[2]) Vgl. G. Hauser: Phyisologische und histologische Untersuchungen über das Geruchsorgan der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 34, S. 367—403. 1880. — vom Rath, O.: Über die Hautsinnesorgane der Insekten. Ebenda Bd. 46, S. 413—454. 1888. — Schenk, O.: Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren. Zool. Jahrb. (anat. Abt.) Bd. 17, S. 573—618. 1903. — Hochreuther, R.: Die Hautsinnesorgane von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 103, S. 1—114. 1912. — v. Frisch, K.: Über den Sitz des Geruchssinnes bei Insekten. Zool. Jahrb. (phys. Abt.) Bd. 38, S. 1—68. 1921, auch als Buch: Jena 1921; daselbst auch die Literatur. — Vogel, R.: Zur Kenntnis des feineren Baues der Geruchsorgane der Wespen und Bienen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 120, S. 281—324. 1923.

[3]) Eidmann, H.: Die Durchlässigkeit des Chitins bei osmotischen Vorgängen. Biol. Zentralbl. Bd. 42, S. 429—435. 1922.

bringen können. Dies dürfte bei jenen Formen, die ihre Fühler überhaupt zum Tasten gebrauchen, für die Orientierung von Wichtigkeit sein. Forel hat zuerst hierauf aufmerksam gemacht und von einem „topochemischen Geruchssinn" gesprochen[1]).

Über die *Physiologie des Geruchssinnes* wurden eingehende Untersuchungen bisher nur an der Honigbiene angestellt[2]). Diese lassen sich auf Düfte „dressieren": Bietet man ihnen Zuckerwasser in einem geschlossenen, nur mit einem Flugloch versehenen Kästchen aus Karton oder Steingut, dem gleichzeitig ein bestimmter Duft, z. B. Jasminblütenöl, beigegeben ist, während daneben andere, gleichartige Kästchen ohne Duft und ohne Futter in wechselnder Anordnung aufgestellt sind, so lernen sie binnen wenigen Stunden sich beim Aufsuchen des Futters nach jenem Duft zu richten. Jasmindressierte Bienen besuchen dann auch nach Jasmin duftende Kästchen, in denen sich kein Futter befindet.

Mit dieser Dressurmethode läßt sich über eine Reihe von Fragen Aufschluß gewinnen. Zunächst ist das Gelingen der Dressur ein Beweis dafür, daß der verwendete Riechstoff von den Bienen wahrgenommen wird. Ferner läßt sich ihr *Unterscheidungsvermögen für verschiedene Düfte* auf diesem Wege prüfen. Z. B. wurden Bienen auf Pomeranzenschalenöl dressiert und dann vor die Aufgabe gestellt, unter 24 Kästchen, die mit ebenso vielen verschiedenen Riechstoffen

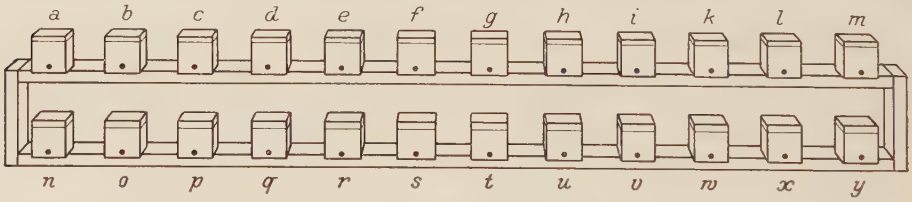


Abb. 41. Kästchenanordnung bei Dressurversuchen an Bienen. Vgl. Text.

beschickt waren (Anordnung vgl. Abb. 41), dasjenige mit dem Dressurduft herauszufinden. Sie haben in wiederholten Versuchen das Pomeranzenschalenöl von 43 anderen ätherischen Ölen mit Sicherheit unterschieden und es nur mit drei weiteren, auch für die menschliche Nase geruchsverwandten und chemisch ähnlich zusammengesetzten ätherischen Ölen mehr oder weniger verwechselt.

Von größerem theoretischen Interesse ist, daß manche chemisch reinen Riechstoffe, die trotz verschiedener Zusammensetzung für das menschliche Geruchsorgan ähnlich duften, auch von den Bienen miteinander verwechselt werden (Nitrobenzol und Bittermandelöl, Anthranilsäuremethylester und B-Naphtholmethyläther u. a.). Die Annahme, daß die geruchliche Ähnlichkeit solcher Riechstoffpaare für die Biene ebenso wie für den Menschen in der übereinstimmenden innermolekularen Bindungsart der Atomgruppen begründet ist, findet eine starke Stütze durch die Tatsache, daß Riechstoffe, bei welchen die chemische Zusammensetzung *gleich*, die innermolekulare Bindungsart der Atomgruppen aber *verschieden* ist (Para- und Metakresolmethyläther) nicht nur für den Menschen, sondern auch für die Biene verschieden duften.

Die Dressurmethode gestattet ferner durch ein Verfahren, das zu schildern uns hier zu weit führen würde, eine näherungsweise *Bestimmung des Minimum perceptibile* für die Biene. Die Bestimmung wurde für einen Blütenduft (Tube-

[1]) Vgl. hierzu auch die Versuche von Brun über die Fernorientierung der Ameisen. Biol. Zentralbl. Bd. 36, S. 261—303. 1916.

[2]) v. Frisch, K.: Über den Geruchssinn der Biene und seine blütenbiologische Bedeutung. Zool. Jahrb. (phys. Abt.) Bd. 37, S. 1—238. 1919, auch als Buch: Jena 1919.

rosenblütenöl) und für zwei chemisch wohldefinierte Riechstoffe (Bromstyrol und Methylheptenon) durchgeführt mit dem Ergebnis, daß die Riechschärfe der Biene in diesen Fällen von der gleichen Größenordnung ist wie die des Menschen. In der Fähigkeit, aus einem *Gemisch von Düften* den Dressurduft herauszuriechen, scheint die Biene dem Menschen überlegen zu sein. Vorzüglich ist ihr *Gedächtnis für Düfte*. Ein Riechstoff, der nur wenige Stunden als Dressurduft Verwendung fand, wird noch nach vielen Tagen, ja Wochen wiedererkannt, während eine Dressurfarbe nach wenigen Tagen vergessen ist.

Entgegen einer Vermutung von KERNER hat sich gezeigt, daß unscheinbare, für uns duftlose Blüten, die in der Natur von Bienen stark besucht werden, auch für diese geruchlos sind (Ampelopsis quinquefolia, Vaccinium myrtillus, Ribes rubrum); auch andere für uns duftlose Stoffe (Paraffinöl, Wasser, Laub) sind es für die Bienen desgleichen, während alle 32 daraufhin geprüften Riechstoffe, auch biologisch bedeutungslose, nicht nur für uns, sondern auch für die Bienen duften.

All dies deutet darauf hin, daß die physiologischen Grundlagen des Geruchssinnes beim Menschen und bei der Biene mehr Gemeinsames haben, als man bei derart verschiedenen Sinnesorganen von vorn herein annehmen möchte.

Vergleichende Untersuchungen an anderen Insekten wären von großem Interesse. Auf Verschiedenheiten müssen wir gefaßt sein, denn wir wissen, daß manche Insekten auf „Düfte" reagieren, die für uns nicht wahrnehmbar sind (vgl. S. 206). Unsere Kenntnisse nach dieser Richtung sind aber noch äußerst lückenhaft[1]).

Was die biologische Bedeutung der Düfte und Duftreaktionen für die Insekten betrifft, muß auf die S. 206ff. gegebenen kurzen Andeutungen verwiesen werden. Weitere Hinweise und nähere Angaben, namentlich aus dem Leben der sozialen Insekten, findet man in den unten zitierten Arbeiten[2]).

b) Geschmacksinn der Insekten.

Ob in *morphologischer Beziehung* ein durchgreifender Unterschied zwischen den Geruchs- und den Geschmacksorganen der Insekten besteht, läßt sich nicht sagen, da wir bis heute nicht sicher wissen, welche von den vielgestaltigen Sinnesorganen im Dienste des Geschmackssinnes stehen.

WILL[3]) suchte über den Geschmackssinn von Bienen, Wespen und anderen Insekten Aufschluß zu erhalten, indem er ihnen Honig vorsetzte, der z. B. mit Salz, Chinin, doppeltkohlensaurem Natron oder Glycerin vermischt war. Solcher Honig wurde in der Regel gekostet und dann verschmäht, worauf die Tiere oft minutenlang ihre Mundteile putzten. Schon dieses Benehmen deutet darauf hin, daß die Geschmacksorgane von den Geruchsorganen, die wir auf den Antennen fanden (vgl. S. 224), räumlich getrennt sind. Klarer geht dies aus einem Versuch

[1]) Statistische Angaben über die anlockende Wirkung von Duftstoffen auf Insekten gibt N. CUSCIANNA: Osservazioni sull'attrazione esercitata dagli odori sugli insetti. Boll. lab. zool. Scuola sup. agric. Portici Bd. 15, S. 226—253. 1922.

[2]) BRUN, R.: Die Raumorientierung der Ameisen. Jena 1914. — BRUN, R.: Weitere Untersuchungen über die Fernorientierung der Ameisen. Biol. Zentralbl. Bd. 36, S. 261—303. 1916. — BRUN, R.: Die moderne Ameisenpsychologie. Ebenda Bd. 37, S. 357—372. 1917. — FOREL, A.: Das Sinnesleben der Insekten. München 1910. — v. FRISCH: Über den Geruchssinn der Biene und seine blütenbiologische Bedeutung. Zool. Jahrb. (phys. Abt.) Bd. 37, S. 1—238, auch als Buch: Jena 1919. — v. FRISCH: Über die „Sprache" der Bienen. Ebenda Bd. 40, S. 1—186. 1923, auch als Buch: Jena 1923. — HENNING, H.: Der Geruch. 2. Aufl. S. 227—240. Leipzig 1924. — VAN DER HEYDE, H. C.: Quelques observations sur la psychologie des fourmis. Arch. nerland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 4, S. 259ff. 1920.

[3]) WILL, F.: Das Geschmacksorgan der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 42, S. 674 bis 707. 1885.

Forels[1]) hervor, der bei einer Anzahl von Wespen beide Antennen und sämtliche vier Taster amputierte. Sie waren nach dieser Amputation nicht mehr fähig, vorgehaltenen Honig zu riechen und selbständig aufzufinden, wohl aber fraßen sie ihn, wenn er an ihren Mund herangeführt wurde. War er jedoch mit Chinin versetzt, so ließen auch die operierten Tiere sofort von ihm ab. Forel schließt daraus, daß die Geschmacksorgane von den Tastern und den Fühlern unabhängig sind und am Munde selbst ihren Sitz haben[2]).

Doch sie *müssen* nicht am Munde sitzen, sondern können auch an weit entfernten Körperstellen vorkommen, sofern sie zur Prüfung der Nahrung dort passend gelegen sind. Minnich[3]) hat gefunden, daß manche Tagschmetterlinge mit den Tarsen (Fußspitzen) ihrer vier Beine[4]) schmecken. Diese Tiere saugen

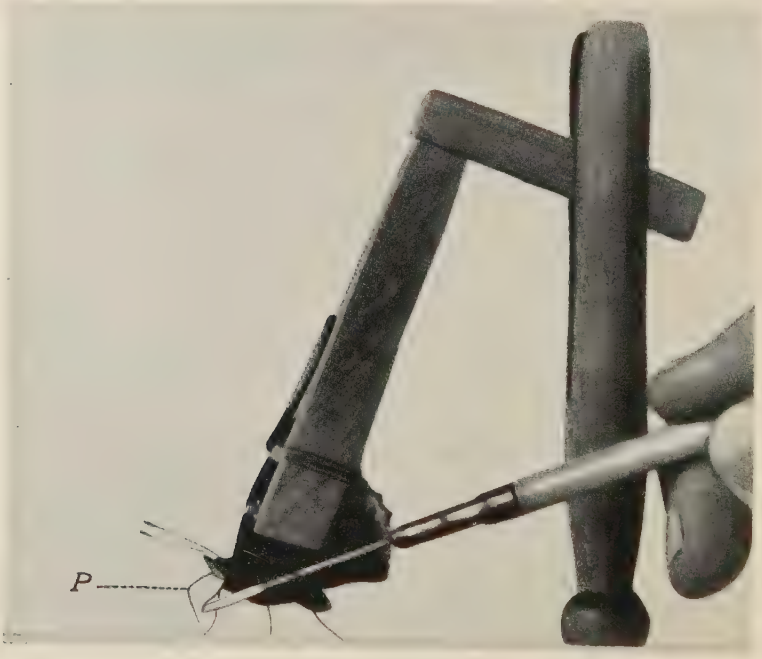


Abb. 42. Der Admiral (Pyrameis atalanta) entrollt bei Berührung der Fußspitze mit einem zuckerwassergetränkten Wattebäuschchen den Rüssel (*P*); nach Minnich.

mit Vorliebe an reifem Fallobst und vom ausfließenden zuckerhaltigen Saft an Bäumen. Da der Rüssel, eingerollt, weit von der Unterlage entfernt ist, beim Ausstrecken aber in die Gegend der Fußspitzen trifft, könnten die Geschmacksorgane keinen günstigeren Platz haben als hier[5]).

[1]) Forel, A.: Das Sinnesleben der Insekten. S. 117. München 1910.

[2]) Die Versuche schließen aber nicht aus, daß die Geschmacksorgane *zum Teil* auch an den Tastern und anderen Körperstellen sitzen.

[3]) Minnich, D. E.: An experimental study on the tarsal chemoreceptors of two Nymphalid butterflies. Journ. of exp. zool. Bd. 33, S. 173—203. 1921. — Minnich, D. E.: The chemical sensitivity of the tarsi of the red Admiral butterfly, Pyrameis atalanta. Ebenda Bd. 35, S. 57—81. 1922. — Minnich, D. E.: A quantitative study of tarsal sensitivity to solutions of Saccharose, in the red Admiral butterfly. Ebenda Bd. 36, S. 445—457. 1922.

[4]) Das vorderste Beinpaar ist bei diesen Schmetterlingen verkümmert.

[5]) Ob sie bei diesen Schmetterlingen *nur* an den Füßen vorkommen, bliebe zu untersuchen.

Als Versuchstier benutzte Minnich hauptsächlich den „Admiral" (Pyrameis atalanta L.). Spannt man den Schmetterling in einen passenden Halter (Abb. 42), so beantwortet er die Annäherung von Apfelsaft häufig — bei weitem nicht immer — mit einem Entrollen des Rüssels. Dies ist eine Reaktion auf den *Duft*, die nach Amputation der Fühler unterbleibt. Bringt man aber seine Fußspitzen mit Apfelsaft in Berührung, so erfolgt das Ausstrecken des Rüssels in 100% der Fälle, und es erfolgt auch nach Amputation der Fühler und Palpen. Das gleiche geschieht bei Verwendung von duftlosem Zuckerwasser. Benutzt man ein feines, mit Zuckerwasser befeuchtetes Wattepinselchen (Abb. 42), so läßt sich zeigen, daß die Chemoreceptoren an den Tarsen aller vier Beine vorhanden sind. Schmetterlinge, die nicht etwa zu *durstig* sind — sie müssen vor dem Versuch mit Wasser gesättigt werden — strecken bei Berührung der Fußspitzen mit reinem Wasser niemals, bei Berührung mit Zuckerwasser stets den Rüssel aus. Es ließ sich aber weiter zeigen, daß auch dünne Lösungen von Salzsäure, Kochsalz und Chinin untereinander und von Zuckerwasser unterschieden werden. Hungrige Tiere reagieren auf so außerordentlich verdünnte Saccharoselösungen, daß die Empfindlichkeit ihrer Fußglieder für diesen Stoff die Empfindlichkeit der menschlichen Zunge um das 256fache übertrifft.

Wenn ich noch eine Angabe von McIndoo[1]) erwähne, daß Bienen Zucker, der mit Chinin versetzt war, von solchem, der mit Strychnin vermischt war, unterschieden hätten, obwohl er selbst kaum eine Geschmacksdifferenz bemerkte, so sind hiermit unsere Kenntnisse vom Geschmackssinn der Insekten im wesentlichen erschöpft. Viel bleibt hier noch zu tun. Doch läßt sich schon jetzt erkennen, daß die Geruchs- und Geschmacksorgane der Insekten räumlich voneinander getrennt sind; und was für uns riecht, scheint im allgemeinen auch für das Geruchsorgan der Insekten, was für uns schmeckt, für ihre Geschmacksorgane den adäquaten Reiz zu bilden.

c) Spinnen und Tausendfüßer.

Pritchett[2]) beobachtete an *Spinnen* bei Annäherung von ätherischen Ölen bestimmte Reaktionen (Abwenden, Zittern); ein Nachweis von Riechvermögen kann hierin nicht erblickt werden. Dagegen haben Rabaud[3]) und Baltzer[4]) das Vorhandensein eines chemischen Sinnes bei Webespinnen nachgewiesen, indem sie diesen Tieren mit Fliegensaft getränkte Papierröllchen ins Netz gaben, die sie wie wirkliche Fliegen einsponnen und auszusaugen versuchten; ob Geruchs- oder Geschmacksreize den Anlaß gaben, ist nicht geprüft. Bei Zecken spielen Duftreaktionen offenbar beim Aufsuchen der Wirtstiere eine bedeutende Rolle. Hier ist uns auch das Geruchsorgan bekannt. Es sitzt (wie das *Geschmacks*organ der Schmetterlinge) an den Fußspitzen, und zwar am Tarsus des ersten Beinpaares, in Gestalt von zwei mit Sinneshaaren versehenen Grübchen („Hallersches Organ"). Nach Entfernung dieser Organe reagieren die Zecken nicht mehr auf Riechstoffe; sie sind dann auch, anders als normale Tiere, schon allein durch feuchte Körperwärme zum Saugen zu veranlassen und füllen bei geeigneter Versuchsanordnung ihren Darm, obwohl sonst so wählerisch, mit physiologischer

[1]) McIndoo, N. E.: The senses of insects. Smithsonian Rep. f. 1920, S. 474. Washington 1922.

[2]) Pritchett, A. H.: Observations on hearing and smell in spiders. Americ. naturalist Bd. 38, S. 859—867. 1904.

[3]) Rabaud, E.: Recherches expèrimentales sur le comportement de diverses araignèes. Année psychol. Jg. 22. 1921.

[4]) Baltzer, F.: Beiträge zur Sinnesphysiologie und Psychologie der Webespinnen. Mitt. d. naturf. Ges. Bern 1923, H. 10.

Kochsalzlösung oder flüssiger Gelatine[1]). Ob die Hallerschen Organe auch auf Schmeckstoffe ansprechen, ist nicht bekannt.

Über *Myriapoden* liegen gleichfalls nur kümmerliche Angaben vor. Morphologische Befunde und Amputationsversuche weisen auf die Antennen als Träger der Geruchsorgane hin[2]).

2. Wasserbewohner. Chemoreception der Krebse.

Die meisten Krebse sind Wasserbewohner. Beim Versuch, Geruchs- und Geschmackssinn gegeneinander abzugrenzen, kommen wir hier zum erstenmal in Verlegenheit. Wir sahen schon bei den Fischen im Zusammenhang mit dem Aufenthalt im Wasser eine Verbreitung der Geschmacksknospen über die Lippen hinaus und zum Teil über den ganzen Rumpf, aber das Geruchsorgan ist scharf umschrieben an seinem für Wirbeltiere charakteristischen Sitz. Bei den Krebsen scheinen auch die Geruchsorgane weit über den Körper zerstreut zu sein. Dadurch wird es schwierig, Geruchs- und Geschmackssinn im Experiment auseinanderzuhalten. Dies ist *eine* Möglichkeit. Es kann aber auch sein, daß eine

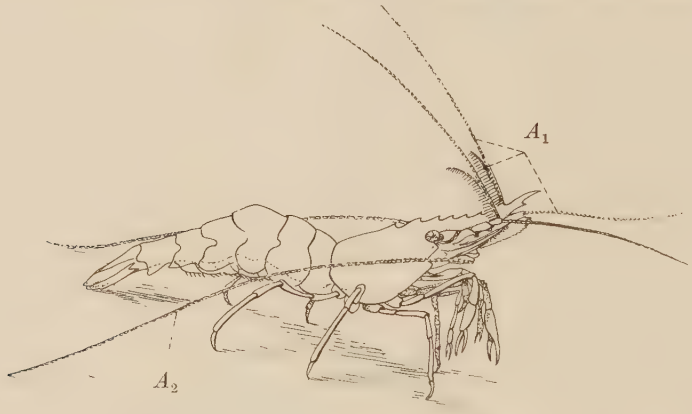


Abb. 43. Garnele (Leander xiphias). A_1 die Geißeln der ersten Antenne, A_2 zweite Antenne. (Nach Doflein.)

Zweiteilung in „Geruch" und „Geschmack", wie bei den bisher besprochenen Tieren, hier nicht besteht. Aus den vorliegenden Untersuchungen ist Sicheres darüber nicht zu entnehmen. Wir sprechen daher vorläufig besser nur von einem „chemischen Sinn".

Daß ein solcher bei den Krebsen vorhanden ist, darüber sind alle Untersucher[3]) einig. Krabben, Garnelen oder Flußkrebse geraten bald in Unruhe,

[1]) Hindle, E. u. G. Merriman: The sensory perceptions of Argas persicus. Parasitology Bd. 5, S. 203—216. 1912/13 [vgl. P. Schulze: Biologie der Tiere Deutschlands. Liefg. 2. Teil 21 (Ixodina), S. 16. Berlin 1923].

[2]) Hennings, C.: Zur Biologie der Myriopoden. II. Geruchs- und Geschmacksorgane. Biol. Zentralbl. Bd. 24, S. 274—283. 1904. — Führmann, H.: Die antennalen Sinnesorgane der Myriapoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 119, S. 1—52. 1922.

[3]) Vgl. besonders A. Bethe: Das Nervensystem von Carcinus Maenas. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 50, S. 460—546 (S. 515 ff.). 1897. — Holmes u. Homuth: The seat of smell in the crayfish. Biol. bull. of the marine biol. laborat. Bd. 18, S. 155—160. 1910. — Doflein, F.: Lebensgewohnheiten und Anpassungen bei dekapoden Krebsen. Festschr. f. R. Hertwig, Bd. 3. Jena 1910. — Balss, H.: Über die Chemoreception bei Garnelen. Biol. Zentralbl. Bd. 33, S. 508—512. 1913. — Laubmann: Untersuchungen über die Hautsinnesorgane bei dekapoden Krebsen. Zool. Jahrb. (anat. Abt.) Bd. 35, S. 105—160. 1913. — Copeland, M.: The chemical sense of Palaemonetes vulgaris. Anat. record Bd. 24, S. 394. 1923.

wenn Fleisch in ihren Behälter eingebracht wird. Sie beginnen ihre Antennen und Mundwerkzeuge zu bewegen, begeben sich auf die Suche und finden das Futter in kurzer Zeit. Geblendete Tiere verhalten sich ebenso. Auch finden sie verstecktes Fleisch. Ein paar Tropfen Fleischsaft genügen, um alle Tiere eines Beckens in Aufregung zu bringen. Schleift man ein Stück Fleisch über die Steinchen des Beckenbodens, so folgen Krabben dieser Spur, nehmen — was sie sonst nie tun — die mit dem Fleisch berührten Steinchen und führen sie an den Mund; ein weicherer Gegenstand, z. B. Fließpapier, wird ohne weiteres gefressen, wenn er vorher mit Fleisch in Berührung war (Bethe).

Ein hauptsächlicher *Sitz der Chemoreceptionsorgane* scheint bei den dekapoden Krebsen der Außenast der ersten Antenne (Abb. 43) zu sein, nach dessen Verlust die Tiere das Futter weniger rasch und weniger sicher finden. Doch steht fest, daß auch an anderen Körperteilen, so auf den anderen Antennengeißeln, vielleicht an den Mundgliedmaßen, sicher an den Thorakalbeinen Chemoreceptionsorgane sitzen. In welchem Grade der chemische Sinn durch Entfernung der ersten Antennen beeinträchtigt wird, darüber gehen die Meinungen etwas auseinander; hier mögen auch bei verschiedenen Arten Differenzen bestehen.

An niederen Krebsen hat Buytendijk[1]) eine Studie gemacht. Daphnien werden von manchen Chemikalien angelockt, von anderen abgestoßen — ohne daß Ergebnisse von allgemeinerer Bedeutung bisher zu erkennen sind.

III. Die „niederen Tiere“.

Bei den übrigen wirbellosen Tieren finden wir selten scharf umschriebene Organe im Dienste des chemischen Sinnes. Meist sind vielmehr die betreffenden Sinneszellen diffus in der Haut verbreitet, wobei sie freilich mancherorts dicht, an anderen Stellen spärlich stehen und so eine verschiedene Empfindlichkeit der Körperregionen bedingen.

Geruch und Geschmack könnten wir bei allen noch zu besprechenden Tierstämmen nur dann auseinanderhalten, wenn wir mit Henning sagen wollten: Was für uns ein Riechstoff ist, „riecht“ auch für die Tiere, was für uns ein Schmeckstoff ist, wird auch von den Tieren „geschmeckt“ (vgl. S. 204, 205). Da aber hier — im Gegensatze zu Wirbeltieren und Arthropoden — bisher in keinem Falle ausgemacht ist, daß beiderlei Stoffe von *verschiedenen* Sinneszellen recipiert werden, scheint mir eine solche These zum mindesten verfrüht; die indifferente Bezeichnung „chemischer Sinn“ ist vorderhand besser am Platze.

Von amerikanischen Autoren ist in neuerer Zeit versucht worden, bei niederen Tieren die Empfindlichkeit für chemische Reize mit quantitativen Methoden zu bestimmen[2]). In erster Linie wurden Substanzen, die bei uns auf den Ge-

[1]) Buytendijk: Sur une méthode d'examen du sens chimique chez les animaux inférieures et sur quelques résultats obtenus chez les Daphnies. Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 7, S. 116—125. 1922.

[2]) Crozier, W. J.: The sensory reactions of Holothuria surinamensis. Zool. Jahrb. (phys. Abt.) Bd. 35, S. 233—297. 1915. — Crozier, W. J.: On sensory activation by alkalies. Americ. journ. of physiol. Bd. 45, S. 315—322. 1918. — Crozier, W. J.: Sensory activation by acids. Ebenda S. 323—341. — Crozier u. Arey: Sensory reactions of Chromodoris zebra. Journ. of exp. zool. Bd. 29, S. 261—310. 1919. — Crozier u. Arey: The sensory responses of Chiton. Ebenda S. 157—260. — Hurwitz, S. H.: The reactions of earthworms to acids. Proc. Americ. acad. arts a. sc. Bd. 46, S. 65—81. 1910. — Kribs, H. G.: The reactions of Aeolosoma to chemical stimuli. Journ. of exp. zool. Bd. 8, S. 43—74. 1910. — Olmsted, J. M. D.: The comparative physiology of Synaptula hydriformis. Journ. of exp. zool. Bd. 24, S. 333—379. 1917. — Parker u. Metcalf: The reactions of earthworms to salts. Americ. journ. of physiol. Bd. 17, S. 55—74. 1906. — Shohl, A. T.: Reactions of earthworms to hydroxyl ions. Americ. journ. of physiol. Bd. 34, S. 384—404. 1914.

schmackssinn wirken, zu den Experimenten herangezogen. Hierbei hat sich gezeigt, daß für die Wirksamkeit der *Säuren* auf Mollusken, Echinodermen und Würmer im allgemeinen die H-Ionenkonzentration bestimmend ist, daß aber Ausnahmen von dieser Regel bestehen, indem besonders die Essigsäure schon in viel größerer Verdünnung wirksam ist, als nach der Zahl der H-Ionen zu erwarten wäre. Dies steht in Übereinstimmung mit der am Menschen gefundenen Abhängigkeit des sauren Geschmackes von der Zahl der H-Ionen; auch hier wirken organische Säuren, besonders die Essigsäure, stärker, als man nach der Dissoziation erwarten sollte. Bei Anwendung von *Natrium-* oder *Kaliumhydroxyd* sind die OH-Ionen der wirksame Bestandteil. Der Reizwert von *Salzen* hängt in erster Linie von den Kationen ab (während der Salzgeschmack für die menschliche Zunge von den Anionen bestimmt wird): Auf die marine Schnecke *Chromodoris zebra* wirken z. B. Lösungen von NaCl, LiCl, NH_4Cl und KCl in gleicher M-Konzentration gänzlich verschieden, dagegen Lösungen von KCl, KBr, KJ, KNO_3 untereinander gleich. An anderen Tieren ergeben sich aber Abweichungen, so daß der Reizwert offenbar nicht von den Kationen allein abhängt. *Bitterstoffe*, wie Chinin, Strychnin oder Pikrinsäure, bilden gewöhnlich noch in großen Verdünnungen einen starken Reiz. *Zucker*lösungen haben sich in den meisten Fällen als unwirksam erwiesen, während Saccharin oft in geringer Konzentration heftige Reaktionen zur Folge hat.

Im einzelnen haben diese quantitativen Untersuchungen bei den verschiedenen Tieren solche Differenzen in der relativen Wirksamkeit der Stoffe zum Vorschein gebracht (einige Beispiele siehe in der untenstehenden Tabelle), daß man mit Schlußfolgerungen allgemeinerer Natur recht vorsichtig sein wird. Und dies um so mehr, als wir keineswegs darüber unterrichtet sind, ob nicht bei den hier beobachteten Reaktionen (fast durchweg „Vermeidungsreaktionen", Retraktion von Tentakeln u. dgl.) auch Nervenerregungen beteiligt sind, die mit dem „chemischen Sinn" so wenig zu tun haben wie der Schmerz, den ein Tropfen Säure auf unserer Zunge verursachen kann.

Tabelle über die geringste, noch als Reiz wirkende Konzentration einiger Substanzen bei verschiedenen Tieren [im Anschluß an Arey und Crozier[1])].

Tier	HCl	NaOH oder KOH	NaCl	KCl	Chinin	Pikrinsäure	Autor
Mensch (Mund) .	N/1000	N/400	N/50	—	M/25000	*)	Parker 1912
Amiurus	N/20	N/100	N/50	—	M/150	—	„
Amphioxus . .	N/500	—	—	—	—	M/1250	Parker 1908
Ascidia	N/625	N/100	—	N/4	M/2500	—	Hecht 1918
Balanoglossus. .	N/500	N/400	—	N/200	M/1000	—	Crozier
Aeolosoma . . .	N/3000	N/1500	N/80	N/80	—	—	Kribs 1910
Chiton	N/500	N/500	—	N/160	—	M/1500	Crozier u. Arey
Chromodoris . .	N/700	N/200	—	N/10	—	M/10000	Crozier u. Arey
Synaptula . . .	N/600	N/200	N/4	N/40	M/10000	—	Olmsted 1917
Holothuria . . .	N/500	N/500	—	N/500	—	—	Crozier 1915

*) M/100 nach Crozier *deutlich* bitter.

1. Mollusken.

Am ehesten wird man noch bei Landschnecken versucht sein, von „Geruch" und „Geschmack" zu sprechen, wenn z. B. nach einer Beobachtung von Stahl[2])

[1]) Arey u. Crozier: The sensory responses of Chiton. Journ. of exp. zool. Bd. 29, S. 250. 1919.

[2]) Stahl, E.: Pflanzen und Schnecken. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 22, S. 571. 1888.

eine *Limax* durch den Duft, der vom Fruchtkörper ihres Lieblingspilzes (*Peziza vesiculosa*) ausgeht, aus größerer Entfernung direkt angelockt wird und das gleiche Tier, wenn es zufällig auf einen Tropfen Zuckerwasser stößt, sofort im Kriechen innehält und die Süßigkeit aufschlürft. Es ist gewiß nicht wahrscheinlich, daß beide Reize auf einerlei Receptoren wirken, aber das Gegenteil ist bisher nicht bewiesen.

Für Zucker haben viele Schnecken eine solche Vorliebe, daß sie gierig und unbeschadet große Mengen von Quarzsand fressen, wenn er mit Zuckerwasser befeuchtet ist; gegen Bitterstoffe haben sie dagegen meist große Abneigung[1]). Die Sinneszellen, welche die Unterscheidung vermitteln, sind — wenigstens bei der im Wasser lebenden Lungenschnecke *Limnaea stagnalis* — nicht in der nächsten Umgebung des Mundes zu suchen, der an der Unterseite des Tieres liegt; denn man kann einer solchen Schnecke, während sie, mit dem Gehäuse nach unten, an der Wasseroberfläche dahinkriecht, Kalk- oder Gipskörnchen, Pfeffer, Chinin oder Salz an den Mund streuen — es wird alles unterschiedslos gefressen, auch wenn sie sich zu Tode vergiftet[2]). Unter normalen Umständen kommt zunächst der Vorderrand des Fußes mit den Nahrungsstoffen, denen die Schnecke begegnet, in Berührung, und hier erfolgt die Unterscheidung des Genießbaren vom Ungenießbaren. Die Sinneszellen des chemischen Sinnes scheinen aber auch über die Flanken und den Rücken, soweit es nicht vom Gehäuse bedeckt ist, verbreitet zu sein und an den Fühlern des Kopfes besonders dicht zu sitzen[3]); dagegen fehlen sie offenbar im Mantelhöhlenepithel; bei einer an der Wasseroberfläche kriechenden *Limnaea* läßt sich mittels einer feinen Pipette die Mantelhöhle mit Chininlösung oder anderen stark schmeckenden Flüssigkeiten füllen, ohne daß eine Reaktion erfolgt[4]).

Gewisse marine, zu den Opisthobranchiern gehörige Schnecken besitzen in den „*Rhinophoren*" ein eigenartig gestaltetes Fühlerpaar, das man bisher auf Grund morphologischer Befunde für ein Geruchsorgan hielt. Neuere Versuche[5]) haben aber gezeigt, daß die Rhinophoren für chemische Reize weniger empfindlich sind als andere Körperstellen, und daß sie in erster Linie als Tastorgane funktionieren.

Abgegrenzte Chemoreceptionsorgane finden wir in den „Osphradien" vieler wasserbewohnender Mollusken und in den „Riechgruben" der Cephalopoden.

Das *Osphradium* ist bei guter Ausbildung, wie es besonders an marinen Schnecken zu beobachten ist, ein scharf umschriebener, mit vielen Falten versehener, reich innervierter Epithelwulst, der am Eingang der Mantelhöhle dicht an der Kieme sitzt. Wegen dieser Lage schrieb man dem Osphradium die besondere Aufgabe zu, das Atemwasser auf seine Eignung zu prüfen („Respiro-

[1]) Stahl, E.: Die Schutzmittel der Schnecken gegen Tierfraß. Denkschr. d. med.-naturwiss. Ges. Jena Bd. 11, Festschr. f. Haeckel, S. 357—376. Jena 1904.

[2]) Pieron, H.: La localisation du sens de discrimination alimentaire chez les Limnées. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 147, S. 279—280. 1908.

[3]) Yung, E.: Le sens olfactif de l'Escargot (Helix pomatia). Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 137, S. 720—721. 1903. — Yung, E.: Sur le sens olfactif de l'Escargot. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 56, S. 291—292. 1904. — Dubois, R.: Sur le sens de l'olfaction de l'Escargot. Ebenda S. 198—199. — Vgl. auch H. Jordan: Das Wahrnehmen der Nahrung bei *Aplysia*. Biol. Zentralbl. Bd. 37, S. 2—9. 1917.

[4]) Nagel, W.: Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. Bibl. zool. Bd. 7, H. 18, S. 157. 1894.

[5]) Arey, L. B.: The multiple sensory activities of the so-called Rhinophore of nudibranchs. Americ. journ. of physiol. Bd. 46, S. 526—532. 1918. — Agersborg, H. P. K.: Some observations on qualitative chemical and physical stimulations in nudubranchiate mollusks with special reference to the role of the rhinophores. Journ. of exp. zool. Bd. 36, S. 423—444. 1922.

receptoren"). Nach den Untersuchungen von Copeland[1]) unterliegt es aber keinem Zweifel, daß dieses Organ auch beim Auffinden entfernter Nahrung, worin manche Meeresschnecken eine große Fertigkeit bekunden, der Führer ist. Die Lokalisation der Reizquelle erfolgt hier so, daß der Atemsipho, ein unter der Schale nach vorn herausragendes Rohr, welches der Zuleitung des Atemwassers dient, nach beiden Seiten hin und her geschwungen wird und so einmal von rechts, einmal von links eine Wasserprobe zum Osphradium führt. Bei Anwesenheit eines geeigneten Futterstoffes genügt dann ein sehr geringes Riechstoffgefälle, um ein reflektorisches Abbiegen der kriechenden Schnecke nach der Seite des konzentrierten Riechstoffes zu veranlassen. Ein Extrakt von Austern, der Lieblingsspeise der von Copeland näher untersuchten Schnecke *Busycon canaliculatum*, erweist sich als besonders wirksam. Nach operativer Zerstörung des Osphradiums war die Fähigkeit, auf entferntes Futter zu reagieren, vernichtet und stellte sich erst nach Ablauf eines Jahres, gleichzeitig mit der Regeneration des Osphradiums, wieder her. Auch bei dieser Schnecke ist, aber in geringerem Maße, die ganze Hautoberfläche für die chemischen Reize empfindlich. Da jedoch hier zur Auslösung einer Reaktion viel stärkere Reize erforderlich sind, wie solche meist nur dann eintreten, wenn das Tier mit einem

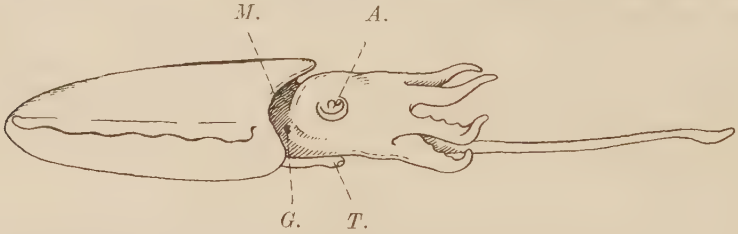


Abb. 44. Sepia elegans. *G.* „Riechgrube", *M.* Mantelspalte, *T.* Trichter, *A.* Auge. (Nach Watkinson.)

Futterstück in direkte Berührung kommt, spricht Copeland bei dieser Hautsensibilität von „Geschmack", während das Osphradium ein „Geruchs"organ sei. Dies ist natürlich nicht angängig, denn die beobachteten Tatsachen können ebensogut durch die Annahme erklärt werden, daß ein und dieselbe Art von Receptoren in der Haut und im Osphradium in verschiedener Zahl und Dichte vorhanden ist.

Ein paariges Organ von ähnlicher Lage und Ausbildung kommt den höchstorganisierten Mollusken, den *Cephalopoden*, zu. Meist ist es ein bewimpertes Grübchen (Abb. 44), bisweilen auch eine erhabne Papille jederseits am Eingang zur Mantelhöhle[2]). Das Atemwasser tritt durch den Mantelspalt ein, wobei es an den „Riechgruben" vorbeistreichen muß, und wird durch den Trichter wieder ausgestoßen. Baglioni[3]) hat beobachtet, daß geblendete Kraken einen toten Fisch — das Vorhandensein von Wasserströmungen vorausgesetzt — auf $1^1/_2$ m Entfernung wahrnehmen und rasch auffinden können. Ein erstes Anzeichen der Erregung sind verstärkte Atembewegungen, was bei der Lage der

[1]) Copeland, M.: The olfactory reactions and organs of the marine snails Allectrion obsoleta and Busycon canaliculatum. Journ. of exp. zool. Bd. 25, S. 177—227. 1918.

[2]) Watkinson, G. B.: Untersuchungen über die sogenannten Geruchsorgane der Cephalopoden. Inaug.-Dissert. Zürich 1908.

[3]) Baglioni, S.: Zur Physiologie des Geruchssinnes und des Tastsinnes der Seetiere; Versuche am Octopus und einigen Fischen. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 22, S. 719—723. 1909. - Baglioni, S.: Zur Kenntnis der Leistungen einiger Sinnesorgane der Cephalopoden und Fische. Zeitschr. f. Biol. Bd. 53, S. 255—286. 1910.

„Riechgruben“ eine ähnliche Wirkung haben muß wie das Schnüffeln eines witternden Hundes. Allerdings ist der experimentelle Nachweis, daß die „Riechgruben“ der Cephalopoden die Organe des chemischen Sinnes sind, bis heute noch nicht erbracht.

Über den chemischen Sinn der *Muscheln* ist fast nichts bekannt. Siphonen und Fuß sind für chemische Reize empfindlich (Nagel). Kammuscheln (Pecten) schwimmen fort, wenn ein Seestern (ihr ärgster Feind) in ihre Nähe gebracht wird oder wenn man den Saft eines zerquetschten Seesternes aus einer Pipette an ihre Schalenöffnung fließen läßt[1]).

Manche Beobachtungen werden dahin gedeutet, daß unter den winzigen Partikelchen, die durch Flimmerbewegung als Nahrung dem Munde zugestrudelt werden, eine gewisse Auswahl stattfindet[2]), ohne daß der Mechanismus klargestellt oder die Beteiligung von Chemoreceptoren erwiesen wäre, ja die Frage der Auswahl an sich scheint keineswegs geklärt.

2. Echinodermen.

Wie bei Krebsen und manchen Schnecken wird auch bei *Seesternen* die große Bedeutung, die dem chemischen Sinn im Leben dieser Tiere zukommt, dadurch augenfällig, daß sie durch einen Fisch oder anderes Futter aus einer Entfernung von mehreren Dezimetern erregt werden und mehr oder weniger geradlinig darauflos kriechen. Nach Prouho[3]) finden Seesterne (*Asterias glacialis*) das Futter nicht mehr, wenn man die „Tastfüßchen“ an den Spitzen ihrer Arme entfernt. Doch fand Nagel[4]) auch die Saugfüßchen der Unterseite und die Kiemen der Oberseite für chemische Reize empfindlich, allerdings in geringerem Maße als die Tastfüßchen der Armspitzen. Bei den *Schlangensternen* sind alle Ambulakralfüßchen untereinander gleichartig, tentakelförmig, dienen nicht zur Lokomotion und reagieren lebhaft auf chemische Reize. Bei der Annäherung von Fleischstückchen lösen sie Bewegungen aus, die zum Ergreifen der Beute führen[5]). Bei *Holothurien*[6]) sind dagegen die Chemoreceptoren über die ganze Körperoberfläche verteilt. Die Reizbarkeit ist am Vorderende der Tiere größer als am Hinterende, und in der Körpermitte am geringsten.

3. Würmer.

Die bewimperten „Riechgruben“, die bei manchen Würmern — so bei gewissen Turbellarien, Nemertinen („Cerebralorgane“), Polychäten — nahe dem Vorderende zu finden sind, werden als Organe des chemischen Sinnes betrachtet, ohne daß diese Annahme bisher durch Versuche eindeutig erwiesen

[1]) Dakin, W. J.: The visceral ganglion of Pecten, with some notes on the physiology of the nervous system etc. Mitt. d. zool. Station Neapel Bd. 20, S. 1—40 (S. 17 ff.) 1910/13.

[2]) Allen, W. R.: The food and feeding habits of freshwater mussels. Biol. bull. of the marine biol. laborat. Bd. 27, S. 127—141 (S. 134). 1914. — Grave, C.: The process of feeding in the oyster. Science N. S. Bd. 44, S. 178—181. 1916.

[3]) Prouho, M.: Du sens de l'odorat chez les étoiles de mer. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 110, S. 1343—1346. 1890.

[4]) Nagel, W.: Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. Bibl. zool. Bd. 7, H. 18, S. 1—207. 1894.

[5]) Uexküll, J. v.: Studien über den Tonus. II. Die Bewegungen der Schlangensterne. Zeitschr. f. Biol. Bd. 46, S. 1—37 (S. 12). 1905.

[6]) Crozier, W. J.: The sensory reactions of Holothuria surinamensis. Zool. Jahrb. (phys. Abt.) Bd. 35, S. 233—297. 1915. — Olmsted, J. M. D.: The comparative physiology of Synaptula hydriformis. Journ. of exp. zool. Bd. 24, S. 333—379. 1917.

wäre[1]). Bei anderen Würmern ohne umschriebene Bildungen, die als „Geruchsorgane" in Frage kommen könnten (Regenwürmer, Blutegel), hält man primäre Sinneszellen, die zu „Knospen" gruppiert über die ganze Haut verstreut vorkommen (Abb. 45) für die Receptoren chemischer Reize, denn ihre regionale Dichte geht der Empfindlichkeit parallel. So kontrahiert sich beim Regenwurm das Vorderende auf chemische Reizung (mit Lösungen von Chininbisulfat, Strychninnitrat, Saccharin, Chloralhydrat u. a.) schon bei Verdünnungen, die in anderen Körperregionen des Wurmes noch ganz wirkungslos sind, und hier stehen auch jene Sinnesknospen am dichtesten; dann folgt das Hinterende, während in der mittleren Körperregion die Empfindlichkeit und die Knospenzahl am geringsten ist. Auch für einige Polychäten (marine Würmer) ist die gleiche Verteilung der Empfindlichkeit für chemische Reize erwiesen[2]).

Daß der chemische Sinn der Würmer bei ihrer Nahrungssuche eine bedeutende Rolle spielt, zeigt ein oft zitierter Versuch von Voigt: Er „schlachtete einen Frosch und legte ihn mit geöffnetem Leib in das Wasser eines kleinen Baches, der von Planarien, insbesondere von Planaria gonocephala Dug., bevölkert war. Sofort kamen unter den stromabwärts benachbarten Steinen die lichtscheuen Würmer hervor; ihre Zahl nahm mehr und mehr zu, und bald bewegte sich ein ganzer Zug das Bachbett aufwärts, der Quelle der im Wasser gelösten Stoffe zu. Nach 10 Minuten ließ sich die Wirkung bis 5 Schritte weit verfolgen, nach 20 Minuten bis 6, nach 40 Minuten bis 8, nach 80 Minuten bis 12 Schritte abwärts; nach 4 Stunden war der Frosch von einem schwarzen Klumpen von Würmern erfüllt. Stromaufwärts von der Stelle, wo der Frosch lag, war keine Planarie auf dem freien Boden des Baches zu bemerken[3])".

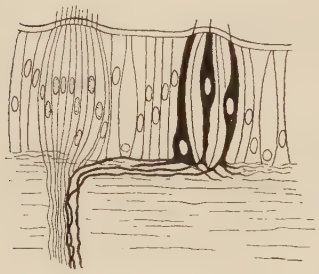


Abb. 45. Zwei Sinnesknospen aus der Epidermis des Regenwurms; in der Knospe rechts sind drei Zellen so gezeichnet, wie sie bei elektiver Färbung mit Chromsilber aussehen. (Nach Hesse.)

Ähnliche Beobachtungen über Anlockung durch geeignete Nahrungsmittel liegen für Regenwürmer[3]) und für Polychäten[4]) vor.

Auch bei Blutegeln erfolgt offenbar das Ansaugen unter der Leitung des chemischen Sinnes. Löhner[5]) konnte *Hirudo medicinalis* leicht dazu bringen, aus einem mit Blut oder Serum gefüllten Glasröhrchen zu saugen, dessen Mündung mit

[1]) Kepner und Taliaferro (Sensory epithelium of pharynx and ciliated pits of Microstoma. Biol. bull. of the marine biol. laborat. Bd. 23, S. 42–56. 1912) beobachteten an Microstoma nach einseitiger Entfernung der Wimpergrube eine Störung der Orientierung (Spiralbewegung), die aber auch durch eine Mitverletzung des Zentralnervensystems bedingt sein konnte. — Bei *Planarien* scheint das Vorderende am empfindlichsten zu sein, aber auch der ventral gelegene Pharynx reagiert, sogar noch in isoliertem Zustande, auf chemische Reize (Fleischsaft): Wulzen, R.: Some chemotropic and feeding reactions of Planaria maculata. Biol. bull. of the marine biol. laborat. Bd. 33, S. 67–69. 1917.

[2]) Schmidt, H.: Untersuchungen über den chemischen Sinn einiger Polychäten. Biol. Zentralbl. Bd. 42, S. 193–200. 1922. Vgl. auch Gross:, A. O. The feeding habits and chemical sense of Nereis virens. Journ. of exp. zool. Bd. 32, S. 427–442. 1921.

[3]) Hesse u. Doflein: Tierbau und Tierleben. Bd. I: Die chemischen Sinne. S. 641. Leipzig u. Berlin 1910. — Voigt, W.: Über die Wanderungen der Strudelwürmer in unseren Gebirgsbächen. Verhandl. d. naturhist. Ver. preuß. Rheinl. Jg. 61, 2. Hälfte, S. 103–178. 1905. Vgl. auch Ingeb. Doflein: Zeitschr. f. vergl. Physiol. Bd. 3, S. 62–112. 1925.

[4]) Copeland, M. und H. L. Wieman: The chemical sense and feeding behavior of Nereis virens. Biol. Bull. Bd. 47, S. 231–238. 1924.

[5]) Löhner, L.: Über geschmacksphysiologische Versuche mit Blutegeln. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 163, S. 239–246. 1916.

einem frischen, haarlosen Fellstück überspannt war. Nach Beginn der Saugtätigkeit ließ sich das Blut mittels einer geeigneten Vorrichtung ohne Störung des Tieres durch andere Flüssigkeiten (Lösungen von Kochsalz, Saccharose, neutrales Chininsulfat, Salzsäure und Kalilauge) ersetzen. Physiologische Kochsalzlösung saugt der Wurm als zweite Flüssigkeit anstandslos weiter. Dies ändert sich auch nicht, wenn man sie allmählich bis zu reinem Wasser verdünnt. Bei allmählicher Verstärkung der Salzlösung fällt der Egel erst bei einer Konzentration von 5—7% ab. Chininsulfat, Salzsäure und Kalilauge veranlassen den Wurm in einer Konzentration von etwa 0,1% zum Loslassen. Rohrzuckerlösung wird nur in Lösungen unter ca. 5% angenommen, während die äußere Haut des Blutegels auch auf konzentrierte Zuckerlösung nicht reagiert. Dies letztere ist die einzige Beobachtung, die sich dafür geltend machen läßt, daß zwischen den Chemoreceptionsorganen der Mundregion und der äußeren Haut ein Unterschied besteht — sie wird aber vielleicht eher durch osmotische Wirkungen zu erklären sein, gegen welche das Hautepithel besser geschützt sein dürfte als das Epithel des Darmes.

Manchen parasitischen Würmern mit derber Körpercuticula scheint ein chemischer Sinn gänzlich zu mangeln [Gordius[1])].

4. Cölenteraten.

Der chemische Sinn der *Seeanemonen* (Actinien) ist seit einer Arbeit von Nagel[2]), die lebhaften Widerspruch erfuhr, wiederholt Gegenstand weiterer Untersuchung gewesen. Aber das Ergebnis ist hier so dürftig und unbefriedigend wie bei den anderen niederen Tieren.

Tatsache ist, daß auch bei diesen „Pflanzentieren“ eine Empfindlichkeit für chemische Reize besteht: ein Stückchen frisches Fleisch wird von den ausgebreiteten Tentakeln einer Actinie sofort ergriffen und zum Mund geführt, ein in Wasser ausgelaugtes Fleischstück hat eine weit schwächere Wirkung; ein in Wasser eingeweichtes Klümpchen aus Filtrierpapier hat, mit den Tentakeln in Berührung gebracht, keine Reaktion zur Folge, während ein ebensolches, mit Fleischsaft getränktes Papierchen heftig gefaßt und verschlungen wird; läßt man aus einer Pipette Fleischsaft gegen die Tentakel strömen, so bewegen sie sich suchend hin und her, ein sanfter Strom von reinem Seewasser aber hat keine Wirkung. Schwache Lösungen von Chininhydrochlorat, Cumarin, Vanillin u. a. veranlassen kein Zugreifen, sondern ein Einziehen der Tentakel.

Differenzen bestehen über den *Sitz der Chemoreceptoren*. Sinneszellen von einförmigem Aussehen kommen im ganzen Ektoderm diffus verbreitet vor. Wieweit sie auf verschiedene Reize abgestimmt sind, kann man ihnen nicht ansehen. Nagel gab an, daß der chemische Sinn auf die Tentakeln beschränkt sei[3]), während nach Loeb und anderen Autoren[4]) ein solcher auch der Mundregion, dem Schlundrohr und der äußeren Körperwand zukommt. Fleure und Walton halten sogar gerade die Tentakel für unempfindlich.

[1]) Nagel, W.: Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. Bibl. zool. Bd. 7, H. 18, S. 153, 154. 1894.

[2]) Nagel, W.: Der Geschmackssinn der Actinien. Zool. Anz. Bd. 15, S. 334—338. 1892.

[3]) Ähnlich bei der Meduse *Carmarina hastata*, während die Ctenophore *Beroe* an der ganzen Haut, aber in verschiedenem Maße, für chemische Reize empfindlich sei: W. Nagel: Versuche zur Sinnesphysiologie von Beroe ovata und Carmarina hastata. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 54, S. 165—188. 1893. Vgl. auch R. M. Yerkes: The sensory reactions of Gonionemus. Americ. journ. of physiol. Bd. 6, S. 434—449. 1902.

[4]) Loeb, J.: Zur Physiologie und Psychologie der Actinien. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 59, S. 415—420. 1895. — Fleure, H. J. u. C. L. Walton: Notes on the habits of some sea anemones. Zool. Anz. Bd. 31, S. 212—220. 1907.

Bei wiederholter Reizung mit Fleischsaft tritt lokale Ermüdung ein, und es werden zunächst schwache, bei Fortsetzung der Versuche auch starke Reize unwirksam, während eine andere, nicht abgestumpfte Region der Anemone unverändert empfindlich ist[1]).

Chemische Reize beeinflussen auch die Richtung des Flimmerschlages der bewimperten Ektodermzellen[2]). Bringt man Carminkörnchen auf die Mundscheibe von entfalteten Korallenpolypen, so werden sie durch die Cilien nach der Peripherie geschafft; lagen die Carminkörnchen vorher in Fleischextrakt, so werden sie (nicht immer) durch Umkehr des Flimmerschlages zur Mundöffnung befördert[3]).

Unser Süßwasserpolyp (*Hydra*) reagiert auf Lösungen von Bitterstoffen, welche Actinien zum heftigen Einziehen der Tentakel veranlassen, in keiner Weise[4]). Dies ist bemerkenswert, weil es zeigt, daß die Reaktionen der Actinien in diesen Fällen tatsächlich auf einer spezifischen Empfindlichkeit und nicht etwa auf einer Allgemeinschädigung des zarten Gewebes durch jene Stoffe zurückzuführen ist, wie solche auch bei den angewandten Verdünnungen von vornherein kaum zu erwarten sind. Essigsäure in solcher Verdünnung, daß sie nicht schädigt, wirkt bei lokaler Applikation auf die Tentakel und die Mundregion von *Hydra* als starker Reiz; der Fußteil der Polypen erweist sich als relativ unempfindlich für Essigsäure, obwohl er auf mechanische Reize ebensogut reagiert wie die Tentakel[5]). Bei der normalen Nahrungsaufnahme wirken mechanische und chemische Reize zusammen. Eine Beteiligung der letzteren geht deutlich daraus hervor, daß hungrige Hydren durch filtrierten Preßsaft von kleinen Crustaceen, die ihre hauptsächliche Nahrung bilden, dazu veranlaßt werden, den Mund weit zu öffnen, ja bei längerer Einwirkung beginnen sie den Darm nach außen zu kehren und bieten ein Bild wie ein halb umgestülpter Handschuhfinger[6]).

5. Protozoen.

Es mag zum Schluß Erwähnung finden, daß auch die einzelligen Organismen schon in ausgesprochener Weise auf chemische Reize reagieren. Hierüber liegen namentlich an pflanzlichen Objekten eingehende Untersuchungen vor[7]). Über das Verhalten der Protozoen gegen chemische Reize verdanken wir hauptsächlich Jennings nähere Angaben[8]). Läßt man gegen ein Pseudo-

[1]) Allabach, L. E.: Some points regarding the behavoir of Metridium. Biol. bull. of the marine biol. laborat. Bd. 10, S. 35–43. 1905. — Parker, G. H.: The elementary nervous system. (Loeb, Morgan u. Osterhout: Monographs on exp. biology.) Philadelphia u. London 1918, 299 S. (S. 144—149).

[2]) Carlgreen, O.: Über die Bedeutung der Flimmerbewegung für den Nahrungstransport bei den Actiniarien und Madreporarien. Biol. Zentralbl. Bd. 25, S. 308—322. 1905. — Allabach, L. E.: Some points regarding the behavior of Metridium. Biol. bull. of the marine biol. laborat. Bd. 10, S. 35—43. 1905.

[3]) Carpenter, F. W.: Feeding reactions of the Rose Coral (Isophyllia). Proc. of the Americ. acad. arts a. science Bd. 46, S. 147—162. 1910.

[4]) Nagel, W.: Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. Bibl. zool. Bd. 7, H. 18, S. 182. 1894.

[5]) Marshall, S.: Observations upon the behavior and structure of Hydra. Quart. journ. of microscop. science Bd. 67, S. 593—616. (S. 599). 1923.

[6]) Goetsch, W.: Ungewöhnliche Arten von Nahrungsaufnahme bei Hydren. Biol. Zentralbl. Bd. 41, S. 414–422. 1921. – Beutler, R.: Experimentelle Untersuchungen über die Verdauung bei Hydra. Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. C, Zeitschr. f. vergl. Physiol. Bd. 1, S. 1—56. 1924.

[7]) Vgl. den Abschnitt über Chemotropismus und Chemotaxis bei Pflanzen in diesem Handbuch, S. 240 ff.

[8]) Jennings, H. S.: Das Verhalten der niederen Organismen. 578 S. Leipzig u. Berlin 1910.

podium einer kriechenden Amöbe eine dünne Lösung von Methylenblau, Natriumchlorid, Essigsäure, Rohrzucker usw. hindiffundieren, so zieht sich das getroffene Pseudopodium zurück, die Protoplasmaströmung geht nach einer anderen Richtung, und das Tier ändert so seinen Kurs. Wimperinfusorien (z. B. Paramäcien) zeigen häufig, wenn sie beim Vorwärtsschwimmen auf ein solches Diffusionsgebiet stoßen, eine typische „Schreckreaktion“: Die Richtung des Flimmerschlages kehrt sich auf der ganzen Körperoberfläche um, das Tier stoppt, schwimmt ein Stückchen mit dem Hinterende voran nach rückwärts, dreht hierbei mit seiner Längsachse seitlich ab und setzt sodann den Weg in einer anderen Richtung fort. Bei neuerlichem Auftreffen auf das Diffusionsgebiet wiederholt sich die Erscheinung, so daß das mit dem Reizstoff geschwängerte Gebiet durch diese „Methode von Versuch und Irrtum“ vermieden wird. Als Reiz wirken z. B. Lösungen von Kalilauge, Kochsalz, Kaliumbichromat, Kupfersulfat usw. vielfach in einer Verdünnung, in der sie den Geschmackssinn des Menschen noch nicht erregen. Eine nähere Betrachtung der eben wirksamen Konzentration dieser und anderer Substanzen zeigt, daß die Reaktion durch deren chemische Eigenschaften und nicht durch die Änderung des osmotischen Druckes ausgelöst wird. Denn Lösungen von gleichem osmotischen Druck haben gänzlich verschiedenen Reizwert. In schwachen Säurelösungen sammeln sich die Paramäcien an, indem sowohl beim Übergang zu einer gewissen höheren Konzentration wie auch an einer unteren Konzentrationsgrenze die „Schreckreaktion“ ausgelöst wird. Wieweit bei Infusorien neben dieser stereotypen Reaktion auch ein freieres Verhalten am Aufsuchen eines chemisch günstigen Mediums beteiligt ist, erscheint noch nicht hinlänglich geklärt.

Die Angaben Metalnikovs[1]), daß bei Infusorien unter den kleinen Partikelchen, die als Nahrung zum Munde herangestrudelt werden, auf Grund chemischer Verschiedenheiten eine Auswahl getroffen wird, konnten von Schäffer[2]) und Bozler[3]) nicht bestätigt werden. Vielmehr scheint bei der „Nahrungswahl“ — soweit eine solche überhaupt erfolgt — neben anderen *physikalischen* Faktoren besonders die verschiedene Gestalt der Partikelchen maßgebend zu sein.

Nach Alverdes[4]) werden chemische Reize bei *Paramaecium caudatum* nur vom Vorderende, bei *Stentor polymorphus* aber von der ganzen Körperoberfläche rezipiert.

Ein tieferes Verständnis des Vorganges, der sich in der Protozoenzelle bei der Reaktion auf chemische Reize abspielt, dürfte für unsere allgemeinen Vorstellungen von der Erregung der Chemoreceptoren von grundlegender Bedeutung werden. Leider liegt hier eine Terra incognita.

[1]) Metalnikov: Contribution a l'ètude de la digestion intracellulaire chez les Protozoaires. Arch. de zool. exp. et gèn. 5. Sér., Bd. 9. — Metalnikov: Les Infusoires peuvent-ils apprendre á choisir leur nourriture. Arch. f. Protistenkunde Bd. 34. 1914.

[2]) Schaffer, A.: Selection of food in Stentor coerulens. Journ. of exp. zool. Bd. 8. 1910.

[3]) Bozler, E.: Über die Morphologie der Ernährungsorganelle und die Phyiologie der Nahrungsaufnahme bei Paramaecium caudatum. Arch. f. Protistenkunde Bd. 49, S. 163—215. 1924; daselbst auch weitere Literatur.

[4]) Alverdes, F.: Zur Lokalisation des chemischen und thermischen Sinnes bei Paramaecium und Stentor. Zool. Anz. Bd. 55, S. 19—21. 1922.

II. Chemotropismus, Chemonastie und Chemotaxie bei Pflanzen.

Von

A. Seybold

München.

Mit 4 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Pfeffer, W.: Pflanzenphysiologie. Bd. II. Leipzig 1904. — Benecke, W. u. L. Jost: Pflanzenphysiologie. Bd. II. Von L. Jost. Jena 1923.

Wachstum und Turgoränderungen der Zellen bedingen die Bewegungen der festgewachsenen Pflanze[1]). Die unter den formalen Bedingungen ausgeführten Bewegungen, die von besonderen Reizen unabhängig sind, werden als Entfaltungsbewegungen bezeichnet, die entweder Wachstums- oder Variationsbewegungen und Ausdruck spezifischer innerer Gesetzmäßigkeiten sind. Außer den formalen Bedingungen bzw. Reizen können auch spezielle Reize auf die Pflanze einwirken, sei es, daß Stoffe, die als formale Reize gleichmäßig verteilt, jetzt in ungleichmäßiger Verteilung als spezielle wirken, oder daß Stoffe spezielle Reize ausüben, die zu den formalen nicht gerechnet werden können. Dazu zählen alle mit den Pflanzen angestellten Experimente. Spezielle Reize lösen bei den Pflanzen Wachstumsreaktionen aus, die als *Tropismen* bezeichnet werden, wenn der Reiz Intensität und Bewegungsrichtung der Wachstumsbewegung bestimmt, als *Nastie*, wenn der Reiz lediglich die Bewegung und ihre Stärke, nicht aber die Bewegungsrichtung angibt, sondern diese selbst von der Pflanze nach ihrer Eigenart ausgeführt wird. *Chemotropismus* und *Chemonastie* sind demnach Bewegungserscheinungen der Pflanze, die durch spezielle chemische Reize induziert werden, die von Elementen oder Verbindungen organischer und anorganischer Natur in flüssiger oder gasförmiger Form ausgehen. Die Reaktionen dieser Reize auf freibewegliche Pflanzen und Pflanzenteile bezeichnet man als *Taxien*, hierbei bestimmt naturgemäß die Richtung des Reizes die Richtung der erfolgenden Bewegung.

Bei jeder Bewegung, die die Pflanze auf einen chemischen Reiz hin ausführt, ist genau darauf zu achten, ob wir es mit wirklichen Wachstumsbewegungen zu tun haben oder ob die Bewegung lediglich durch Turgorschwankungen bedingt ist.

Wenn die Bewegungsrichtung der Tropismen von der Richtung des Reizes bestimmt wird, so setzt dies natürlich eine gerichtete Reizwirkung voraus. Der Raum, in dem ein Reiz wirkt, soll als Reizfeld bezeichnet werden. Unter den Reizlinien sind die Bewegungsrichtungen der Reizkräfte zu verstehen, analog

[1]) Siehe: Bewegungen der Pflanze in diesem Handbuche Bd. VIII. 1. (Sierp u. Stern.)

den Kraftlinien eines elektrischen Feldes. Im einfachsten Falle verlaufen die Reizlinien geradlinig, wie z. B. in dem Reizfeld der Schwerkraft (Abb. 46). Die Schwerkraftlinien sind, da sie im Mittelpunkt der Erde konvergieren, starr fixiert und zueinander parallel. Das Potentialgefälle der Kraftlinien ist für alle gleichsinnig abfallend, sie mögen daher kurz als „gleichsinnig" bezeichnet werden. Es können aber gleichsinnig wirkende Reizlinien ihre Einwirkungsrichtung ändern, ohne daß sich ihr gegenseitiges Verhältnis verschiebt. Dies trifft bei dem geradlinigen Verlauf der Sonnenstrahlen im Laufe eines Tages zu. Abb. 47 zeigt drei verschiedene Einwirkungsrichtungen des Sonnenlichtes zu verschiedenen

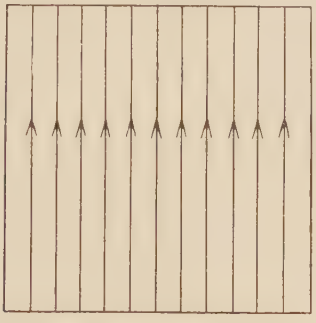


Abb. 46.

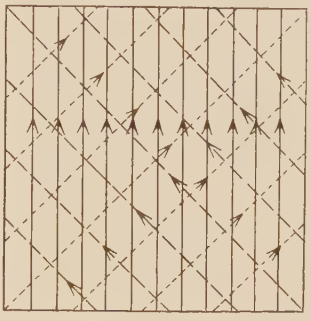


Abb. 47.

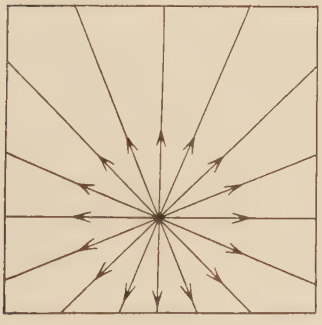


Abb. 48.

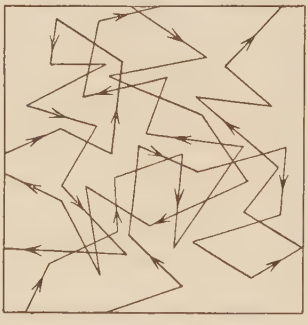


Abb. 49.

Stunden. Die Parallelität der Strahlen resp. Reizlinien bleibt bewahrt.[1] Künstliche Lichtquellen mit parallelem Strahlengang haben ein Reizfeld mit den Eigenschaften, wie es für die Schwerkraft geschildert wurde. Ist der Strahlengang aber bündelförmig, so wirken die Reizlinien wohl noch gleichsinnig, ihre Einwirkungsrichtung auf ein Objekt ist aber verschieden (Abb. 48). Ein Reizfeld solcher Art ist z. B. einer Lichtquelle mit einem Lichtkegel eigen, aber chemisch wirkende Stoffe charakterisieren sich durch strahlenförmige Anordnung ihrer Reizlinien. Da aber die Molekularbewegung in einem chemischen Reizfeld immer vorhanden ist, so ist der geradlinige Verlauf der Reizlinien in einem solchen ein mehr oder weniger idealer Zustand, vielmehr werden bestimmte Einwirkungsrichtung und bevorzugter Wirkungssinn hinfällig, man erhält somit ein Feld mit diffusen Reizlinien[2] (Abb. 49). In einem solchen Feld ist eine

[1] In homogenen Medien ist der Verlauf der Lichtstrahlen geradlinig.

[2] Ein chemisches Reizfeld mit anfänglich geordnetem Linienverlauf kann durch verschiedene Faktoren, wie Reflexion, Strömungen u. dgl. in ein Feld mit diffusen Linien übergehen.

tropistische bzw. taktische Bewegung ausgeschlossen, in ihm können nur Bewegungen ausgeführt werden, die in ihrer Richtung von den Reizlinien unabhängig sind, also nastische Bewegungen. In den Reizfeldern mit geordneter Reizlinienverteilung, wie sie in den Abb. 46, 47 und 48 dargestellt werden, können taktische bzw. tropistische und nastische Bewegungen ausgeführt werden. Chemotropische und chemotaktische Bewegungen werden nur in einem Feld ausgeführt, in welchem geordnete Reizlinien angetroffen werden, also wenn ein ausgeprägtes Potentialgefälle vorhanden ist.

Die Verhältnisse werden wesentlich komplizierter, wenn eine Pflanze in mehreren Reizfeldern verschiedener Art sich zugleich befindet, und das dürfte gewöhnlich immer der Fall sein. Tropistische Bewegungen werden immer nach dem Resultantengesetz ausgeführt, wenn in den Feldern mehrere gleichsinnig wirkende, gleichgerichtete Reizlinien vorhanden sind. Diffuse Felder verschiedener Qualitäten können bei nastischen Bewegungen additiv wirken. Ein Wechsel der Reizintensität eines oder mehrerer Reizfelder bedingt eine nastische Bewegung, sie ist Funktion des Reizpotentials und der Reizstärke. Bei der Nichts- oder Allesreaktion müssen beide nur genügend groß sein und die Reizschwelle überschreiten, können aber oberhalb dieser jeden beliebigen Wert annehmen mit immer derselben Wirksamkeit. Bei der tropistischen Bewegung ist der Winkel der einfallenden Reizlinien, den diese mit dem reizbaren Organ bilden, von großer Bedeutung, sie ist in ihrer Größe dem Sinus dieses Winkels proportional (Sinusgesetz).

Reizmengengesetz und Talbotsches Gesetz, die für eine bestimmte Reizmenge, die Produkt von Reizstärke und Reizdauer ist, auf einmal oder in verschiedenen kleineren Quantitäten abgegeben, Konstanz der Reaktion aussagen, gelten für Reizfelder mit geordneter oder diffuser Linienverteilung, wie für beide auch in bestimmten Fällen das Webersche Gesetz der Reizkorrelationen Gültigkeit hat.

Taktische Bewegung erheischt demnach immer ein Feld gleichsinnig gerichteter und gleichsinnig einwirkender Reizlinien, mehrere solcher werden, wie bei den Tropismen, eine Bewegung hervorrufen, die Resultante der verschiedenen Reizbeantwortungskomponenten ist. Die anderen physiologischen Gesetze finden bei den Taxien sinngemäße Gültigkeit.

Tropistische, nastische oder taktische Bewegungen chemischer Art durch Strahlung fester Stoffe sind bislang noch nicht nachgewiesen worden. Wohl vermögen radioaktive Elemente das Wachstum hemmend oder stimulierend zu beeinflussen[1]), aber eine eigentliche Fernwirkung von festen Stoffen, die tropistische, nastische oder taktische Bewegungen hervorgerufen hätten, sind bis jetzt unbekannt, und solche, die man für Fernwirkungen fester Stoffe ausgab, haben hinterher immer eine andere natürliche Erklärung finden können. Die physiologische Fernwirkung, die Elfing[2]) für Phycomyces angegeben hat, ist nach späteren Untersuchungen dieses Forschers nur Aerotropismus. Darauf soll weiter unten noch einmal zurückgekommen werden. Werden zwei Zwiebelwurzeln in geeignetem Abstand einander genähert, so tritt bei diesen eine Krümmung ein, welche Gurwitsch[3]) nur als Wirkung spezifisch „biologischer Strahlen" erklären zu können glaubt. Ob es sich bei diesen Krümmungen

[1]) Körnicke, M.: Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 56. 1915. — Voormolen, C. M.: Recueil des travaux néerl. Bd. 15, S. 229. 1920. — Stoklasa, J.: Botan. Zentralbl. Bd. 125, S. 500; Bd. 132, S. 565.

[2]) Elfing, Fr.: Öfversigt af Finska Vetensk.-Soc. Förhandl. Bd. 59, Abt. A., Nr. 18. 1916/17.

[3]) Gurwitsch, A.: Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. Bd. 100. 1923.

um eine Reizwirkung sui generis handelt, oder ob Feuchtigkeitsdifferenzen, Gasabsorptionen od. dgl. dieselben bedingen, müssen weitere Untersuchungen ergeben.

Chemotropismus der Wurzeln.

Zwei Methoden können zur chemotropischen Reizung der Wurzeln angewandt werden. Ein stationärer Diffusionsstrom eines Reizstoffes in senkrechter Richtung zur Wurzelachse ergibt ein Diffusionsgefälle, wobei die vordere Flanke mit höherer Konzentration in Berührung kommt als die hintere. Diese Methode der einseitig stärkeren Reizung verwandten Sammet[1]), mitunter Lilienfeld[2]) und in früheren Arbeiten Porodko[3]), dem wir hauptsächlich die Kenntnisse über den Chemotropismus der Wurzeln verdanken. Die andere Methode einer nur einseitigen Reizung wurde von verschiedenen anderen Forschern angewendet, auch in der letzten Arbeit Porodkos. Die qualitativen und quantitativen Untersuchungen Porodkos ergaben, daß sich die chemotropische Empfindlichkeit hauptsächlich auf die letzten Millimeter der Wurzelspitze beschränkt und nach oben hin sehr rasch abfällt. Die Krümmung der Wurzel ist Funktion der Konzentration des Reizstoffes und der Reizdauer, und zwar gleich dem Produkt beider Faktoren zu einer gewissen Potenz erhoben (Reizmengengesetz). Niedere Konzentrationen ergeben positive Krümmungen, wenn der Reiz oberschwellig ist, höhere Konzentrationen bedingen negative Krümmungen, und supramaximale ergeben chemotraumatische. Geotropische Reaktionen, die hinzutreten, verursachen häufig ein Rückkrümmen der chemotropisch eingestellten Wurzel.

Chemotropische Wirkung kommt ausschließlich den Elektrolyten zu. Kationen sind die Träger negativer Reaktionen, Anionen die positiver. Die Wirksamkeit der Kationen ist nicht gleich und ändert sich umgekehrt proportional ihrem elektrolytischen Lösungsdruck. Die Wirksamkeit der Anionen ordnet sich nach der lyotropen Reihe. Die Chemotropische Reaktion eines Elektrolyten ist in konkreten Fällen das Resultat einer algebraischen Summe der Anionen- und der Kationenreaktion (Porodko).

Die kolloidchemischen und ökologischen Erörterungen, die sich an den Chemotropismus der Wurzeln geknüpft haben, sollen hier nicht weiter besprochen werden.

Chemotropismus der Pilzhyphen.

Der Chemotropismus der Pilzhyphen ist durch mehrere Untersuchungen sehr problematisch geworden, nachdem von Miyoshi[4]) diese Wachstumserscheinungen für einige Mucorineen, Penicillium, Aspergillus und Saprolegnia einwandfrei nachgewiesen wurden. So konnten die Untersuchungen von Clark, Fulton und Graves[5]) die Versuchsresultate Miyoshis nicht bestätigen, obwohl sie durch die Arbeiten der genannten Forscher auch nicht direkt als widerlegt gelten können. Eine neuere Untersuchung von Müller[6]) klärt manche Unstimmigkeiten auf. Miyoshi ließ auf der Epidermis von Laubblättern (Tradescantia), die er mit Nährstoffen injizierte, Pilzsporen keimen und konnte bei einer Anzahl von Stoffen, wie Monokaliumphosphat, Ammoniumphosphat, Rohr- und Trauben-

[1]) Sammet, R.: Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 41, S. 611. 1905.
[2]) Lilienfeld, M.: Beih. z. Botan. Zentralbl. Bd. 19, S. 131. 1906.
[3]) Porodko, Th. M.: Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 49, S. 308. 1911; Bd. 64, S. 450. 1925; Ber. d. dtsch. botan. Ges. Bd. 30, S. 16; Bd. 31, S. 88 u. 248; Bd. 32, S. 25. 1912/18.
[4]) Miyoshi, M.: Botan. Zeitung Bd. 52, S. 1. 1894.
[5]) Clark, J. F.: Botan. Gaz. Bd. 33, S. 26. 1902. — Fulton, H. R.: Ebenda Bd. 41, S. 81. 1906. — Graves, A. H.: Ebenda Bd. 62, S. 337. 1916.
[6]) Müller, K. O.: Beitr. z. allg. Botanik Bd. 2, S. 276. 1922.

zucker (in geeigneter Konzentration) u. m. a. beobachten, wie sich die Pilzhyphen in die Spaltöffnungen, aus denen der injizierte Stoff herausdiffundierte, hineinbogen. Durch das Auflegen von fein durchlöcherten Glimmerplättchen auf Gelatine, die den Reizstoff zu chemotropischer Reaktion enthielt, wurden dieselben Resultate erhalten. Diese positiv chemotropischen Krümmungen konnte Müller nur bei Keimhyphen jungen Alters beobachten; diese Eigenschaft verliert sich bei älteren Mycelfäden. Demnach sind die positiv chemotropischen Reaktionen nur auf das Jugendstadium des Pilzmycels beschränkt. Negativ chemotropische Krümmungen treffen wir dagegen bei dem wachsenden Mycel an, und Fulton hauptsächlich betrachtet eigene Stoffwechselprodukte als Ursache der negativ chemotropischen Krümmungen. Verschiedene Substanzen üben auf die Hyphen eine repulsive Wirkung aus. Äpfelsaures Ammonium, chinasaures Natrium und manch andere organische Säuren, Alkohol, verschiedene Salze sollen als Beispiel genannt sein. Bei der großen Individualität der einzelnen Formen läßt sich natürlich für einen Stoff in seiner Wirksamkeit nichts Allgemeingültiges angeben. Verschiedenen Pilzen kommt auch positiver *Hydrotropismus* zu (große Feuchtigkeit bedingt negativen Hydrotropismus), so daß nach Fulton bei der Wachstumsrichtung der Pilzhyphen zum mindesten zwei Faktoren beteiligt sind: *Hydrotropismus* und *Cytotropismus*, d. h. die Eigenschaft, Krümmungen auszuführen, die durch eigene Stoffwechselprodukte bedingt sind. Diese negativ chemotropischen Krümmungen bestätigt auch Müller, und er bringt diese Eigenschaft mit dem radiären Wuchs, der Kreisgestalt des Mycels in ursächlichen Zusammenhang, wie er auch vom ökologischen Standpunkte aus eine positiv chemotropische Reaktion der Pilzhyphen nicht gerade für günstig hält.

Chemotropismus der Pollenschläuche.

Einer der wichtigsten Faktoren, welcher bei dem Wachstum der Pollenschläuche von der Narbe durch den Griffel bis in die Mikropyle mitwirkt, ist ihre chemotaktische Reizbarkeit. Narbensekrete und Ausscheidungen des Griffels bedingen nach Molisch[1]) eine Anziehung der Pollenschläuche. Miyoshi[2]) stellte als Chemotropica Rohrzucker und andere Kohlenhydrate (Lävulose, Dextrose, Dextrin und Lactose) fest, die dem wachsenden Pollenschlauch zugleich als Nährstoff dienen. Geringer wirksam sind Frucht- und Milchzucker, während Maltose, Fleischextrakt, Asparagin, Pepton, Glycerin und Gummi eine geringe oder gar keine Wirkung ausüben. Alkohol, Ammoniumphosphat, Kalisalpeter und äpfelsaures Natrium wirken repulsiv. Die Untersuchungen von Lidforss[3]) ergaben, daß manche Pollenschläuche auch Proteinstoffen (Albumine, Globuline, Nucleoalbumine, Albuminate, Albumosen, Peptone u. a.), Proteiden (Glucoproteide, Nucleoproteide), Albuminoiden und Fermenten gegenüber eine starke chemotropische Reizbarkeit besitzen und somit ein Proteo-Chemotropismus neben dem Saccharo-Chemotropismus besteht. Die Wirkung anderer Reizstoffe, wie Lecithin, bedarf weiterer Untersuchungen.

Beide Tropismen beruhen wohl auf verschiedenen Perzeptionsvorgängen. Spaltungsprodukte der Eiweißstoffe erwiesen sich als indifferent.

Sind die Pollenschläuche bezüglich ihres Nährstoffes an strenge Spezifizität gebunden, so sind sie dem Reizstoff gegenüber wenig wählerisch, es können somit Pollenschläuche der verschiedensten fremdartigen Pflanzen von ein und

[1]) Molisch, H.: Sitzungsanz. d. Wien. Akad. 1889.
[2]) Miyoshi, M.: Flora Bd. 78, S. 76. 1894.
[3]) Lidforss, B.: Zeitschr. f. Botanik Bd. 1, S. 443. 1909; u. Ber. d. dtsch. botan. Ges. Bd. 17, S. 236. 1899.

demselben Reizstoff angelockt werden. Suchen die Pollenschläuche durch chemotropische Reaktion die Öffnung des Griffelkanals und die Mikropyle auf, so ist das Wachstum in dem Griffelkanal bis zum Fruchtknoten als mechanischer Vorgang zu betrachten[1]). Eine Wachstumsbeschleunigung der Pollenschläuche durch Reizstoffe ist als Chemodolichosis bezeichnet worden. Negativ *osmotropische, negativ aerotropische* und *positiv hydrotropische* Wachstumsreaktionen bei Pollenschläuchen sind von sekundärer Bedeutung.

Aerotropismus und Hydrotropismus.

Tropistische Krümmungen, die durch Einwirkung gasförmiger Stoffe erfolgen, wurden bei Wurzeln, Sprossen und bei dem Pilz Phycomyces untersucht. Diese Wachstumsreaktionen werden als *Aerotropismus* bezeichnet und sind bereits bei dem Chemotropismus der Pollenschläuche erwähnt worden.

Die aerotropischen Krümmungen der Wurzeln, die Sammet[2]) untersuchte, treten ein in einem Diffusionsgefälle verschiedener Gase, z. B. O, CO_2, H, Ammoniak-, Äther- und Alkoholdämpfen. Anfänglich treten positive Krümmungen ein, die mit der Zeit in negative übergehen können. Die Wurzelspitze scheint als perzipierendes Organ für diese Reize nicht in Betracht zu kommen. Die wachstumsfähige Zone ist für diese Reize sensibel, für das Zustandekommen *hydrotropischer* Reaktionen ist die Wurzelspitze aber erforderlich, die nun erwähnt werden sollen.

Wurzeln von Keimlingen, die aus einer frei aufgehängten Schale durch Tüllstoff in einen Raum von 100—80% relativer Luftfeuchtigkeit wachsen (unter 80% ist das Wurzelwachstum sistiert), reagieren hydrotropisch, die positiv geotropische Wachstumsrichtung wird durch eine Krümmung zum feuchten Substrat hin, in dem die keimenden Samen liegen, abgelöst, d. h. durch positiven Hydrotropismus. Diese Versuche gehen auf Sachs[3]) zurück, Hooker[4]) hat weitere Einzelheiten dieser Erscheinungen untersucht. Die aerotropischen und hydrotropischen Krümmungen von Sprossen bedürfen noch weiterer Untersuchungen.

Monokotyle und dikotyle Keimpflanzen unter dem Einfluß von CO_2, O, N in bezug auf aerotrope Krümmungen waren Gegenstand von Polowzows[5]) Arbeiten. Anfängliche positive Krümmungen schlagen allmählich in negative über, einwirkende starke Ströme dieser Gase bedingen gleich negative Reaktion. Die Reizleitung soll nach Polowzows Untersuchungen akropetal verlaufen, d. h. von der Basis der Pflanze gegen die Spitze. Keimsprosse verschiedener Pflanzen reagieren mitunter negativ hydrotropisch.

Ausgedehntere Untersuchungen über den Aerotropismus bzw. Hydrotropismus wurden an Phycomyces angestellt. Schon Wortmann[6]) hat für die Sporangienträger dieses Pilzes einen ausgesprochenen negativen Hydrotropismus festgestellt. Die Untersuchungen von Walter[7]) über die hydrotropischen Krümmungen dieses Pilzes zeigen, daß die hydrotropische Empfindlichkeit in einem bestimmten Gefälle je nach den Feuchtigkeitsverhältnissen verschieden ist, mit der Größe des Feuchtigkeitsdefizits nimmt sie ab. Die hydrotropischen Reaktionen sind nach Walter sekundäre Erscheinungen, die auf ein ungleiches

[1]) Tokugawa, Y.: Journ. of the college of science Bd. 35, Art. 8, S. 1. Tokyo 1914.
[2]) Sammet, R.: Zitiert auf S. 243.
[3]) Sachs, J.: Arb. a. d. botan. Inst. Würzburg Bd. 1, H. 2, S. 209. 1872.
[4]) Hooker, H. D.: Ann. of botany Bd. 29, S. 265. 1915.
[5]) Polowzow, W.: Untersuchungen über Reizerscheinungen bei Pflanzen. Jena 1908.
[6]) Wortmann, J.: Botan. Zeitung Bd. 39, S. 368. 1881.
[7]) Walter, H.: Zeitschr. f. Botanik Bd. 13, S. 673. 1921.

Wachstum entgegengesetzter Seiten durch Intensitätsunterschiede in der Reizwirkung zurückzuführen sind. Da die dem feuchten Medium zugekehrte Seite rascher wächst, resultiert eine negative Krümmung.

In diesem Zusammenhang lassen sich auch die „physiologischen Fernwirkungen" von Elfing[1]) erklären, die viele Stoffe auf Phycomyces ausüben. „Metallotropische" Krümmungen dieses Pilzes z. B. bei Annäherung einer Eisenplatte gab zu den verschiedensten Hypothesen Anlaß (Strahlungsenergie u. a.). Positive Krümmungen rufen die verschiedensten Stoffe hervor, so Salpetersäure, Ozon, Jod, Brom, l-Campher, l-Borneol, Menthol, Harze. In geringem Maße mag bei diesen merkwürdigen Krümmungen auch Hydrotropismus mitbeteiligt sein, aber in der Hauptsache ist Aerotropismus die Art dieser Bewegungen. Es ist die Reizwirkung der verschiedensten Gase, die von allerlei Stoffen absorbiert und adsorbiert werden. So können wirkungslose Stoffe in Laboratoriumsluft aktiv gemacht werden. Die attraktive Wirkung, die Keimwurzeln auf Phycomyces ausüben, erinnert sehr an die Wurzelkrümmungen von Gurwisch[2]), die er auf die Wirkung spezifisch biologischer Strahlen zurückführen will und die schon weiter oben Erwähnung gefunden haben[3]).

Ein Stoff, der chemotropische Reaktion auslöst, kann auch zugleich noch osmotropisch wirksam sein. Hier spielt natürlich die Qualität des Stoffes keine Rolle, sondern nur dessen Quantität. Die Untersuchungen über Osmotropismus sind spärlich, die osmotropische Reaktion der Pollenschläuche hat schon weiter oben Erwähnung gefunden.

Chemonastie.

Die Krümmungsbewegungen, die man als Nastien bezeichnet, charakterisieren sich dadurch, daß der Reiz wohl die Bewegung auslöst, die Bewegungsrichtung aber von der morphologischen Beschaffenheit der Pflanze bzw. des Pflanzenorgans bestimmt wird. Die Bewegungen können sowohl auf Wachstum als auf Turgorschwankungen beruhen.

Die thigmonastischen, d. h. auf Berührungsreiz reagierenden und thermonastisch empfindlichen Ranken sind auch zu chemonastischen Krümmungen befähigt. Die Untersuchungen gehen hauptsächlich auf Correns[4]) zurück. Wurden Ranken verschiedener Pflanzen vorsichtig mit Gelatinestäben (Gelatine übt keinen thigmotropischen Reiz aus) in Jodlösung untergetaucht, so konnten nach wenigen Minuten deutliche Einrollungen beobachtet werden. Außer Jodlösung erwiesen sich verdünnte Essigsäure, absoluter Alkohol (20 Sek. Einwirkung), Arsenik, Chloroform und Ammoniakdämpfe als chemonastisch wirksam, während Ammoniaksalze und Chloroformdämpfe unwirksam blieben. Die Einrollung der Ranke ist ein Wachstumsvorgang und ist an ihre dorsiventrale Struktur gebunden.

Die Chemonastie der fleischfressenden Pflanzen hat vor allem Darwin[5]) untersucht[6]). Die aus zwei halbkreisförmigen, mit Randzähnen versehenen Blatthälften eines Blattes von Dionaea muscipula sind seismonastisch und chemonastisch reizbar. Die Bewegung des Blattes ist ein Wachstumsvorgang, wie

[1]) Elfing, Fr.: Zitiert auf S. 242 u. Edidit Univ. Helsingsforsiensis 1890 u. Öfversigt af Finska Vetensk.-Soc. Förhandl. Sonderabdruck d. Bd. 36. 1893/94.

[2]) Gurwisch, A.: Zitiert auf S. 242.

[3]) Die Einwirkung von Metallplatten auf die Weite von Blutgefäßen ist Gegenstand einer Arbeit von Krawkow (Krawkow, N. P.: Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 34. 1923).

[4]) Correns, C.: Botan. Zeitung Bd. 54, S. 1. 1896.

[5]) Darwin, Ch.: Insektenfressende Pflanzen. Deutsche Übersetzung von J. V. Carus. Stuttgart 1910.

[6]) Siehe: Fleischfressende Pflanzen in diesem Handbuche Bd. III (K. Süssenguth).

Brown[1]) nachgewiesen hat. Gewisse stickstoffhaltige Stoffe bewirken bei vielen Blättern eine Schließbewegung, die allerdings mit geringerer Geschwindigkeit als bei seismonastischer Reizung ausgeführt wird. Bedingung für ein Schließen des Blattes ist ein gewisser Grad von Feuchtigkeit, denn der chemische Reiz wird durch Gas- oder Hydrodiffusion ausgeführt. Substanzen, die in feuchtem Zustande die Schließreaktion ausüben, versagen in trockenem Zustand. Das beutehaltende Blatt von Dionaea verharrt lange Zeit (Tage bis Wochen) in geschlossenem Zustand, während ein nur seismonastisch gereiztes Blatt sich sehr rasch schließt, sich aber in verhältnismäßig kurzer Zeit auch wieder öffnet. In den meisten Fällen ist ein Blatt nur zu einer Verdauung fähig; es öffnet sich häufig nicht mehr und welkt ab, wenngleich ein mehrmaliges Sichöffnen und -schließen auch zu beobachten ist.

Die chemonastischen Einkrümmungen der Blatt-Tentakeln von Drosera sollen nach Hooker[2]) auch auf einem Wachstumsvorgang beruhen. Die Mittellinie der Tentakeln erfährt eine Wachstumsbeschleunigung, die Unterseite wächst der Oberseite gegenüber rascher, was eine Einkrümmung nach oben bedingt. Bei dieser Pflanze verlaufen die chemonastischen Bewegungen rascher als die thigmonastischen. In qualitativer Hinsicht untersuchte Darwin die verschiedensten Stoffe; als chemonastisch wirksam gelten die stickstoffhaltigen Substanzen: Milch, menschlicher Harn, Eiweiß, kalter, filtrierter Aufguß von Fleisch, Schleim aus Bronchialröhren, Speichel, Absud von Erbsen. Ebenso erwiesen sich stickstoff- und phosphorhaltige organische Verbindungen als geeignet. Eine große Menge anorganischer Verbindungen hat Darwin auf ihre Reizbarkeit hin untersucht: Salze, die ein Einbiegen der Tentakeln verursachen, sind z. B. Natriumcarbonat, Natriumnitrat, Natriumsulfat, Natriumphosphat, citronensaures Natrium, Jodnatrium u. a. Die Verbindungen des Kaliums mit den betreffenden Säureresten verursachen dagegen keine Einkrümmung. Die Kationen scheinen also demnach über die Reizwirkung eines Salzes zu entscheiden. Die untersuchten Salze der Erdalkalien, Magnesium, Barium, Strontium sind unwirksam, währenddem sich unter den Metallen wiederum Regellosigkeit zeigt: so wirken Zinnchlorid, arsenige Säure positiv, Bleichlorid, Kobaldchlorid dagegen indifferent. Die Wirkung organischer und anorganischer Säuren ist meist eine positive; einige wenige, wie Citronen- und Harnsäure, scheinen keine Einbiegung zu veranlassen. Die Wirkung von Alkaloiden und anderen Giftstoffen ist eine recht verschiedene, und es muß damit auf die Originalarbeit selbst verwiesen werden.

Für Pinguicula mag im großen und ganzen das für Drosera Gefundene zutreffen. Hier rollen sich die Blattränder chemonastisch und seismonastisch ein, doch steht letztere Eigenschaft der anderen gegenüber im Vordergrund.

Einer Erwähnung bedarf noch die eigenartige Erscheinung der Protoplasmazusammenballung in den Zellen der Tentakeln von Drosera. Diese Aggregation in den Zellen ist ein Quellungsprozeß des Protoplasmas, das der Zellvakuole Wasser entzieht und die dabei in mehrere kleine aufgeteilt wird, und sie tritt bei der Einkrümmung der Tentakeln und der erhöhten Tätigkeit der Verdauungsdrüsen des Blattes ein. Der Reiz schreitet von Zelle zu Zelle fort und löst in jeder Zelle sukzessiv die Aggregation aus, die von einem gewissen Sauerstoffreichtum abhängig ist. Durch die mannigfaltigsten Ursachen kann diese Erscheinung hervorgerufen werden, am raschesten durch Einwirkung von kohlensaurem Ammoniak. Andere Stoffe, wie Fleischaufguß, sind auch zu gebrauchen. Die Aggregation ist reversibel; sobald die Tentakel sich wieder geradegestreckt

[1]) Brown, W. H.: Americ. Journ. of botan. Bd. 3, S. 68. 1916.
[2]) Hooker, H. D.: Bull. of Torrey botan. Club Bd. 43, S. 1. 1916.

hat, verschwinden die zusammengeballten Massen, und die Zelle ist wieder mit homogener Flüssigkeit gefüllt. Die Reizleitung ist sicher nicht an die Aggregation gebunden, wohl aber steht diese selbst in einem korrelativen Verhältnis zur Drüsensekretion, denn die Aggregation ist auch bei Drosophyllum anzutreffen, bei der kein Krümmen der Tentakeln stattfindet.

Nastische Krümmungen, die durch die Wasserquantität bedingt werden, also Folge der Schwankung der relativen Luftfeuchtigkeit sind, werden als hydronastische Bewegungen bezeichnet. Die Zahl der Pflanzen mit *Hydronastie* ist eine verhältnismäßig geringe. Callisia macht bei Berührung mit Wasser nastische Bewegungen, die in wechselnden Luftfeuchtigkeitsgraden nicht ausgeführt werden[1]). Andere Pflanzen reagieren dagegen sehr stark auf einen Wechsel der Luftfeuchtigkeit, z. B. Oxalis, und höchstwahrscheinlich sind manche nyktinastische[2]) Bewegungen hydronastischer Natur. Die Blätter von Phyllanthus[3]), Myriophyllum proserpinacoides[4]) und Biophytum[5]) werden als hydronastisch angegeben. Diese Bewegungen beruhen größtenteils auf Turgorschwankungen.

Der Einfluß verschiedener Anaesthetica auf die Variationsbewegung der Blätter ist Gegenstand vieler Forschungen. Erwähnt seien nur die Untersuchungen von Suessenguth[6]) (daselbst weitere Literaturangaben), der die Bewegungserscheinungen mit kolloidchemischen Vorgängen (und damit Änderungen der Permeabilität und des Turgorzustandes in Gelenkzellen) in Einklang zu bringen sucht. Chloroform, Äther, Leuchtgas u. a. Stoffe hemmen z. B. in bestimmten Konzentrationen die abendlichen Schließ- und die morgendlichen Öffnungsbewegungen nyktinastischer Blätter. Bei Einwirkung von Salzlösungen auf die Bewegung abgeschnittener, in die Lösungen eingestellter Blätter ist die Stellung des Salzes in den lyotropen Reihen von Bedeutung. Die Schwerkraft vermag chemonastische Wachstumskrümmungen zu beeinflussen.

Ob bei chemonastischen Bewegungen auch Osmonastie mitbeteiligt sein kann, ist noch nicht besonders untersucht worden.

Chemotaxien.

Den chemotropischen und chemonastischen Bewegungsrichtungen der festgewachsenen Pflanzen und Pflanzenteile stehen die chemotaktischen Bewegungen der frei beweglichen Pflanzen und Pflanzenteile gegenüber. Das einwirkende Chemotakticum bestimmt die Bewegungsrichtung: sie wird als positiv bezeichnet, wenn der Organismus ihm entgegenstrebt, als negativ, wenn er es flieht.

Ist eine Bewegungsrichtung Funktion eines Konzentrationsgefälles, wobei die chemische Qualität des Stoffes keine Rolle spielt, so spricht man von *Osmotaxis*. Pfeffer[7]) fand, daß Spirillum undula bei 6proz. Zucker- und bei einer isosmotischen 1 proz. KNO_3-Lösung eine negative Osmotaxis aufweist. Osmotaxis gewisser Bakterien hat Massart aufgefunden. Lassen sich osmotaktische Bewegungen theoretisch sehr scharf von den chemotaktischen Bewegungen unterscheiden, so ist in Wirklichkeit die Trennungslinie zwischen beiden sehr schwer zu ziehen, da ein Stoff chemotaktisch und osmotaktisch zugleich wirken kann. Zuerst möge die Chemotaxis der frei beweglichen Pflanzen beschrieben werden, hernach die der verschiedenen frei beweglichen Pflanzenteile.

[1]) Nach Jost: Pflanzenphysiologie Bd. II, S. 374. 1923.

[2]) Siehe: Schlaf- u. Schlafähnliche Zustände (Tagesperiodische Erscheinungen bei Pflanzen von R. Stoppel) in diesem Handbuche. Bd. 17.

[3]) Goebel, K.: Biol. Zentralbl. Bd. 36, S. 64. 1916.

[4]) Wächter, W.: Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 53, S. 305. 1914.

[5]) Faber, C. V. v.: Ber. d. dtsch. botan. Ges. Bd. 31, S. 282. 1913.

[6]) Suessenguth, K.: Untersuchungen über Variationsbewegungen von Blättern. Jena 1922.

[7]) Pfeffer, W.: Unters. d. botan. Inst. Tübingen Bd. 2, H. 3. 1888.

Aerotaxis.

Unter Aerotaxis faßt man die Bewegungserscheinungen, die durch Einwirkung gasförmiger Stoffe bedingt wird, zusammen. Das Sauerstoffbedürfnis obligat aerober Bakterien diente ENGELMANN[1]) zum Nachweis des Sauerstoffes, welcher bei der Photosynthese der Kohlenhydrate abgespalten wird. Die Bakterien (z. B. Bacterium vulgare) werden durch den von einem Spirogyrafaden abgegebenen Sauerstoff angelockt. Die chemotaktische Bewegung ermöglicht den Bakterien, optimale Konzentrationsverhältnisse aufzusuchen, so halten sich z. B. Schwefelbakterien an den Stellen günstigsten H_2S- und O-Gehaltes auf.

Chemotaktisch wirksam auf Bakterien sind natürlich in erster Linie solche Stoffe, die für diese Organismen zu den formalen Bedingungen gehören.

Aerotaxis und Chemotaxis können bei ein und demselben Organismus auf Grund zwei getrennter Sensibilitäten zugleich wahrgenommen werden. Dies zeigten die Untersuchungen von ROTHERT[2]), KNIEP[3]) und PRINGSHEIM[4]). Die Reizwirkungen verschiedener Stoffe verhalten sich nicht additiv, von der Gültigkeit des WEBERschen Gesetzes abgesehen. Bei ROTHERT ist ein Amylobacter für Äther und Fleischextrakt mit gesonderten Sensibilitäten ausgestattet (Chemotaxis und Aerotaxis). KNIEP zeigte, daß sein Bacillus Z auf Asparagin, Phosphate und Ammoniumsalze spezifisch sensibel ist.

Ehe die Einwirkung fester, in Wasser gelöster Stoffe betrachtet wird, möge die Hydrotaxis, d. h. die Bewegungsrichtung, die durch das Wasser bestimmt wird, erwähnt werden, die den Plasmodien der Myxomyceten eigen ist. Diese Plasmafäden suchen feuchte Stellen auf und meiden trockene, aber mit Recht hebt JOST[5]) hervor, daß die positive Hydrotaxis mit negativer Osmotaxis identifiziert werden kann. Beim Eintritt in den Fruktifikationszustand schlägt die positive Hydrotaxis in negative über, was theleologische Erklärungen erfahren hat.

Die chemotaktischen Bewegungen, die in Wasser gelöste Stoffe ausüben, lassen sich am besten nach PFEFFERS Methode[6]) ausführen. Man füllt den gelösten Stoff, der auf seine Reizbarkeit hin zu untersuchen ist, unter der Luftpumpe in eine feine Glascapillare, die auf einer Seite zugeschmolzen ist, und bringt diese in die bakterienhaltige Flüssigkeit. Wirkt ein Chemotakticum positiv, so sammeln sich die Bakterien am Eingang der Capillare oder in deren Innern, wirkt aber ein solches negativ, so äußert sich das in einer deutlichen Repulsivwirkung.

PFEFFER unterschied zwischen phobischer Taxis, wenn temporäre Differenzen der Reizintensität Ursache der Bewegung war, und topischer Taxis, wenn örtliche Differenzen in der Reizung am Körper zugrunde lagen.

Eingehende Untersuchungen über die Chemotaxis von Bakterien (Spirillum undula, Bacillus subtilis u. a.), Flagellaten und Volvocineen liegen von PFEFFER vor, deren Reizbarkeit er auf die verschiedensten Stoffe organischer und anorganischer Art hin untersuchte. Neutrale Salze der Alkalien und Erdalkalien der verschiedensten Säuren, Dextrose, Dextrin, Milchzucker, Mannit, Alkohol abs., Glycerin, Harnstoff, Asparagin, Kreatin, Fleischextrakt (neutralisiert mit NH_3),

---

[1]) ENGELMANN, W.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 57, S. 375. 1894. — MASSART, J.: Bull. de l'Acad. Roy. de Belg., Ser. III, Bd. 22, S. 148. 1891.

[2]) ROTHERT, W.: Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 39, S. 1. 1903.

[3]) KNIEP, H.: Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 43, S. 215. 1906.

[4]) PRINGSHEIM, E. G.: Die Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin 1912.

[5]) JOST, L., W. BENNECKE u. L. JOST: Pflanzenphysiologie, Bd. II, S. 447. 1923.

[6]) PFEFFER, W.: Pflanzenphysiologie. Bd. II, S. 753. 1904.

Morphin, Lecithin u. m. a. Stoffe wurden mit den verschiedensten Reizbeantwortungen angewandt. Alkohol wirkt in starker und schwacher Konzentration repulsiv, Sublimat und Strychninnitrat lösen dagegen keine repulsive Wirkung aus.

Die Geiselbewegung und die Chemotaxis von Spirillen hat Metzner[1]) bei gewöhnlichen Verhältnissen und bei Einwirkung besonderer Chemotaktica eingehend untersucht. So fand auch er bei den einzelnen Stoffen, wie Chlornatrium, Pepsin, Bleinitrat, Monobromnaphthalin, Ammoniak, Cocain und Chloroform, ganz verschiedenes Verhalten, von den besonderen spezifischen Bewegungsarten der Geiseln in den betreffenden Stoffen abgesehen. Bleinitrat löst Schreckbewegung aus, während dagegen das giftige Kupfersulfat und Monobromnaphthalin keine Repulsivwirkung ergeben.

Solche Reizwirkungen giftiger Stoffe stellen den biologischen Wert der chemotaktischen Orientierung keineswegs in Zweifel, denn solche giftige Substanzen dürften unter den natürlichen Verhältnissen kaum auf die Bakterien einwirken.

Den qualitativen Untersuchungen schloß Pfeffer quantitativ chemotaktische an, für Bacterium termo gibt er folgende Reizschwellenwerte an (aus Jost, Pflanzenphysiologie):

Pepton, Fleischextrakt, Dextrin	0,001%
Trikaliumphosphat	0,0018%
Asparagin	0,01%
Kaliumchlorat, Harnstoff	0,1 %
Kreatin	1,0 %
Traubenzucker	mehr als 1,0 %

0,00095 proz. Chlorkalium und 0,0005 proz. Pepton locken das Bacterium nicht mehr an, in ihrer Vereinigung erreichen sie aber den Schwellenwert. Positiv und negativ chemotaktische Bewegungen lassen sich kompensieren, so heben z. B. 0,1914proz. Kaliumchlorid und 0,1proz. Citronensäure sich in der Wirkung auf.

Die chemotaktischen Bewegungen der Schwärmsporen der Myxomyceten sind an die freien Ionen der Chemotaktica gebunden. Positive Einstellung bedingen alle Säuren und sauren Salze, Repulsivwirkung alle OH-Ionen und basischen Salze. Neutralen ungiftigen Salzen gegenüber herrscht Indifferenz[2]).

Die Hydrotaxis der Myxomycetenplasmodien wurde schon erwähnt, sie reagieren positiv chemotaktisch auf Extrakt von Gerberlohe, andere Substanzen, wie Salpeter, Zucker und Glycerin, wirken abstoßend[3]). Bei den Plasmodien handelt es sich um keine frei schwimmende Bewegung, ebensowenig wie bei den Hormogonien der Nostocaceen[4]), die hauptsächlich von Temperatur und Licht abzuhängen scheinen, sondern um eine kriechende Bewegung auf dem Substrat. Die chemotaktischen Bewegungen der Zoosporen von Chytridiaceen[5]) und Saprolegniaceen[6]) werden von verschiedensten Eiweißstoffen bedingt, hier wirken H- und OH-Ionen freier Säuren und Alkalien immer repulsiv. Die Stärke der Repulsion ist einer Steigerung der Dissoziation direkt proportional. Den Schwermetallionen gegenüber verhalten sie sich indifferent. Die Chemotaxis der Flagellaten[7]) hat mit der der Bakterien vieles gemeinsam. Bei 0,25proz. Knoplösung

[1]) Metzner, P.: Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 59, S. 325. 1920.
[2]) Kusano, S.: Journ. of Coll. Agric. Tokyo Bd. 2, S. 1.
[3]) Stahl, E.: Botan. Zeitung Bd. 42, S. 145. 1884.
[4]) Harder, R.: Zeitschr. f. Botanik Bd. 10, S. 177. 1918.
[5]) Müller, F.: Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 49, S. 421. 1911.
[6]) Frank, Th.: Botan. Zeitung Bd. 62, S. 153. 1904.
[7]) Weitere Literatur zitiert bei Jost: Pflanzenphysiologie Bd. II, S. 442.

stellte sich Chlamydomonas tingens positiv chemotropisch ein, Eisensulfat gegenüber verhielt es sich indifferent, während die farblose Form von Euglena gracilis stark positiv darauf reagierte. Bei der großen Individualität der einzelnen Formen läßt sich natürlich nichts Allgemeingültiges aussagen.

Die biologische Bedeutung chemischer Stoffe für die taktischen Bewegungen der Spermatozoen verschiedener kryptogamer Pflanzen ist noch zu erwähnen. Daß auch die Entleerung der Antheridien durch chemische Stoffe beeinflußt werden kann, zeigt Isoetes[1]). Ungesättigte Kohlenwasserstoffe beeinflussen die Permeabilität des Protoplasmas der Antheridienzellen so, daß durch die Wasseraufnahme des quellungsfähigen Zellinhalts die Sprengung der Antherenwände bewirkt wird.

Als Chemotakticum gilt für die meisten Farne Äpfelsäure, sowohl für Salvinia, Equiseten, Selaginellen und Isoetes. Für die Lycopodinen ist Citronensäure charakteristisch. Für Laubmoosspermatozoen ist nach Pfeffer[2]) Rohrzucker das wirksame Agens. Lidforss[3]) fand für das Lebermoos Marchantia Proteinstoff in dieser Hinsicht wirksam, Åkerman[4]) Kalium, Rhubidium und Caesiumsalze.

Shibatha und Buller[5]) befaßten sich mit der Chemotaxis der Pteridophytenspermatozoen eingehender. Zwei Säuren, die zueinander stereoisomer sind und sich nur in der Anordnung ihrer Carboxylgruppe unterscheiden, die Fumar- und die Maleinsäure, werden von den verschiedenen Pteridophyten ganz einseitig bevorzugt; die Farne im engeren Sinne reagieren nur auf Maleinsäure, während Isoetes sich die Fumarsäure ausgesucht hat. Bei Equiseten sind beide Säuren unwirksam. Dies ist nur ein Beispiel von der Spezialisierung der Chemotaktica. Die Sensibilität bei Spermatozoen, die verschiedenen Lockstoffen folgen, scheint für dieselben die gleiche zu sein, da sich Einwirkungen verschiedener Säuren kompensieren lassen. Für gewisse Metallionen, Alkaloide und andere organische Basen sowie für H- und OH-Ionen ist Reizbarkeit festgestellt worden.

Chemotaxie von Chloroplasten und Zellkernen.

Chemotaktische Reizbarkeit wurde für Zellkerne und Chloroplasten nachgewiesen. Die Lage der Chloroplasten in den Zellen wird durch das Licht und die Schattenverteilung, die von Lichteinfall, Beugung, Brechung, Reflexion und Absorption abhängig ist, bestimmt, doch scheinen die Chloroplasten neben ihrer ausgeprägten Phototaxis auch auf Chemotaktica sensibel zu sein. In erster Linie sind es die eigenen Stoffwechselprodukte, die auf sie chemotaktisch einwirken, doch können solche Reaktionen auch durch die verschiedensten chemischen Substanzen ausgelöst werden. Positiv chemotaktische Einstellung der Chloroplasten von Fumaria bedingen Konzentrationsdifferenzen der Kohlensäure. Diese Reaktionsart ist als positive Aerotaxis zu bezeichnen. Hohe Konzentration bedingt Anästhetisierung. Sauerstoff ist unwirksam, Wasserstoff bei kürzerer Einwirkung indifferent, bei längerer verhindert er die Verlagerung der Chlorophyllkörner. Von den anderen von der Pflanze aufgenommenen Stoffen bewirken hauptsächlich die sauren und neutralen Salze der Schwefelsäure positiv chemotaktische Einstellung, während die Chloride und Nitrate weniger wirksam sind. An organischen Stoffen erwiesen sich Äpfelsäure, Lävulose, Dextrose, Asparagin

[1]) Fujii, K.: Flora Bd. 118/119, S. 115. 1925.
[2]) Pfeffer, W.: Untersuch. d. botan. Inst. Tübingen Bd. 1, H. 3, S. 363.
[3]) Lidforss, B.: Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 41, S. 65. 1905.
[4]) Åkerman, Å.: Zeitschr. f. Botanik Bd. 2, S. 94. 1910.
[5]) Shibata, K.: Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 49, S. 1. 1911. — Buller, A. H.: Ann. of botany Bd. 14, S. 543. 1900.

als wirksam, Rohrzucker als unwirksam. Unterschiede in den Konzentrationsverhältnissen der die Zelle umgebenden Stoffe können auch „osmotaktische" Bewegungen hervorrufen, was mit der Turgorschwankung der Zelle in Zusammenhang stehen dürfte.

Die Untersuchungen über die Lageveränderungen der Laubblattchromatophoren gehen hauptsächlich auf Senn[1]) zurück.

Besondere Untersuchung über chemotaktische Reaktionen des Protoplasmas liegen nicht vor, während solche von Ritter[2]) bei Zellkernen wahrscheinlich gemacht wurden. Traumatotaktische Zellkernverlagerungen, die Zellverletzung hervorrief, unterscheiden sich von der chemotaktischen vor allem in der Dauer des Reaktionsverlaufes. Letztere verläuft wesentlich langsamer, und eine Plasmabewegung ist nicht zu erkennen, die bei Verletzungsreiz deutlich in Erscheinung tritt. Durch Salze, Basen, organische Säuren und Kohlenhydrate kann der Zellkern chemotaktisch verlagert werden, als unwirksam erwiesen sich dagegen anorganische Säuren und die verschiedensten organischen Substanzen (z. B. Lecithin, Pepton, Glycerin, Harnstoff). Die wirksamen Stoffe scheinen auf das Protoplasma einen Reiz auszuüben, worauf eine Verlagerung des Zellkernes erfolgt, eine aktive Wanderung desselben ist bis jetzt nicht erwiesen worden.

---

[1]) Senn, G.: Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzenchromatophoren. Leipzig 1908.

[2]) Ritter, G.: Zeitschr. f. Botanik Bd. 3. 1911.

III. Der Geruchssinn beim Menschen.

Von

F. B. Hofmann

Berlin.

Mit 6 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Henning, H.: Der Geruch. 2. Aufl. Leipzig: J. A. Barth 1924. — Larguier des Bancels: Le goût et l'odorat. Paris 1912. — Nagel, W.: Der Geruchssinn. Nagels Handb. d. Physiol. Bd. III, S. 589. 1904. — Vintschgau, M. v.: Physiologie des Geruchssinns. Hermanns Handb. d. Physiol. Bd. III, Teil 2, S. 225. 1880. — Zwaardemaker: Die Physiologie des Geruchs. Leipzig: Engelmann 1895. — Zwaardemaker: Geruch und Geschmack. Tigerstedts Handb. d. physiol. Methodik Bd. III, Teil 1, S. 26. 1914. — Zwaardemaker: Prüfung des Geruchssinns und der Gerüche. Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmethoden Abt. 5, Teil 7, S. 455. 1923. — Zwaardemaker: Physiologie der Nase und ihrer Nebenhöhlen. Denker-Kahlers Handb. d. Hals-Nasen-Ohrenheilk. Bd. I, S. 439. Berlin: Julius Springer 1925. — Die Werke von Henning, Nagel, v. Vintschgau und Zwaardemakers Physiologie des Geruchs sind im Text bloß mit dem Autornamen zitiert.

Wir haben in der Sinnesphysiologie zwei Wege, um das Geschehen im lebenden Körper zu untersuchen. Wir können einerseits von den Vorgängen der peripheren Reizung aus weiter vorzudringen trachten, andererseits können wir nach dem Schema des psychophysischen Parallelismus aus den Sinnesempfindungen einen Rückschluß auf die ihnen entsprechenden Vorgänge im Gehirn machen. Beide Wege können wir auch bei der Untersuchung des Geruchssinnes beschreiten.

1. Der periphere Riechmechanismus.

a) Anatomische Vorbemerkungen.

Der Rezeptionsapparat für den Geruch, das Riechepithel, liegt bilateral in einem schmalen Spalt, dem Riechspalt der Nasenhöhle. Das Riechepithel, schon makroskopisch an seiner bräunlichen Pigmentierung kenntlich, nimmt ein unregelmäßig begrenztes, rund etwa 250 qcm umfassendes Gebiet im obersten Abschnitt des Riechspaltes ein, das sich etwa zu gleichen Teilen auf das Septum und auf die gegenüberliegende laterale Wand des Riechspaltes verteilt. Der Rand ist unregelmäßig gefranst durch eingestreutes Flimmerepithel, das auch im Innern des Riechareals zahlreiche Inseln bildet. Ferner finden sich abseits vom kompakt zusammenhängenden Gebiet gelegentlich noch isolierte Inseln oder durch schmale Brücken mit dem ersteren verbundene Halbinseln von

Riechepithel[1]). Dieses selbst ist vorwiegend aus 3 Zellarten aufgebaut: den eigentlichen *Riechzellen*, den zylindrischen, gegen die Unterlage zu verzweigten *Stützzellen* und den in der tiefen Lage befindlichen kleinen *Basalzellen*. Die Sinneszellen tragen an der freien Oberfläche einen Besatz von feinen, über die Membrana limitans olfactoria hinausragenden Härchen und gehen zentral in einen Fortsatz über, der als marklose Nervenfaser zum Gehirn zieht. Die Nervenfäserchen des Olfactorius sammeln sich zu Bündeln, den Fila olfactoria, welche durch die Foramina des Cribrum hindurch zum Bulbus olfactorius hinziehen. Dort splittern sich die Nervenfasern in Endbäumchen auf, die mit den peripheren Fortsätzen der Mitralzellen des Bulbus olfactorius die Glomeruli olfactorii bilden.

Histologisch ist demnach der Rezeptionsapparat des Geruchssinns darin von den meisten anderen Sinnesorganen verschieden, daß die erste zentripetal leitende Nervenfaser direkt als Fortsatz aus der peripheren Sinneszelle entspringt, während sonst die sensible Nervenfaser als Fortsatz einer Ganglienzelle an die periphere Sinneszelle heranzieht und mit ihr erst sekundär verwächst (wie auch in den Geschmacksknospen). Indessen findet sich in der Netzhaut eine Analogon dazu, indem die zentralen Fortsätze der Stäbchen sich ebenfalls aufsplittern und sich mit den verzweigten peripheren Fortsätzen der bipolaren Ganglienzellen verbinden. Diese morphologische Besonderheit hat ihren Ursprung wohl in stammesgeschichtlichen Verhältnissen und dürfte für die Physiologie kaum von entscheidender Bedeutung sein.

b) Zuleitung der Riechstoffe zum Rezeptionsapparat.

Die adäquaten Reize für das Geruchsorgan sind chemische. Von chemischen Stoffen werden kleine Mengen mit der Luft dem Riechepithel zugeführt[2]). Das geschieht zumeist in Dampfform. Es kommt aber auch vor, daß in der Luft feinste Tröpfchen des Duftstoffes oder feinste Partikel desselben in fester Form verteilt sind. Die Zuleitung der den Riechstoff enthaltenden Luft zum Riechepithel erfolgt entweder von vorne her durch die Nasenlöcher beim Einatmen oder von hintenher durch die Choanen. Beim *Einatmen* reicht der kontinuierliche Luftstrom, wie im 2. Band dieses Handbuchs, S. 154ff. schon auseinandergesetzt wurde, im allgemeinen nur bis in die Gegend der mittleren Nasenmuschel hinauf. In die enge Riechspalte zwischen oberer Muschel und Septum, in der das Riechepithel liegt, gelangt der kontinuierliche inspiratorische Luftstrom nicht direkt hinein, er streift höchstens das untere Ende derselben. Um das weitere Vordringen der Riechstoffe bis zum Riechepithel zu erklären, nahm Zwaardemaker an, daß sie durch Diffusion in die Riechspalte aufsteigen. Andere dachten an Luftwirbel, die vom Hauptstrom abzweigen.

Insbesondere haben Braune und Clasen[3]) eine schon von Hilton angedeutete Hypothese ausgebaut, die sich etwa folgendermaßen darlegen läßt. Im Beginn der Inspiration entsteht in der Nasenhöhle eine Luftverdünnung, die davon herrührt, daß durch die Erweiterung des Thorax eine Differenz zwischen dem Luftdruck in den Lungen und in der Nasenhöhle zustande kommt und daher Luft aus der Nasenhöhle in die Lunge abströmt. Diese Luft wird von den Nasenlöchern her von außen ersetzt. Bliebe die Druckdifferenz zwischen Lungen- und Außenluft konstant, so würde daraus eine stationäre Luftströmung mit konstantem Druckgefälle von der Außen- bis zu der Lungenluft resultieren.

[1]) Die genauesten Untersuchungen darüber lieferten v. Brunn (Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 39, S. 630. 1892) und Suchannek (Anat. Anz. Bd. 7, S. 55. 1892). Nach Suchannek wird bei Schädigungen des Riechepithels durch Katarrhe letzteres stellenweise in Flimmerepithel umgewandelt.

[2]) Über ältere, heute überwundene Anschauungen, speziell über die Annahme von Fernwirkungen der Riechstoffe vgl. man die Literatur bei Henning (S. 146). Auf neuere Versuche, eine Fernwirkung der Riechstoffe aus Elektronenschwingungen in den Riechmolekülen abzuleiten, kommen wir später (S. 256ff.) zurück.

[3]) Braune u. Clasen: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 2, S. 1. 1876.

Nun schlägt aber beim Übergang von der Inspiration zur Exspiration und von der letzteren zur Inspiration die Richtung des Druckgefälles jedesmal um. Diese Änderung wird sich zunächst in der Nasenhöhle geltend machen, und sie wird wegen der Enge der Nasenlöcher immer erst nach einiger Zeit bis zu der Druckdifferenz beim stationären Strömen (bzw. bei Atemruhe bis zur Höhe des äußeren Luftdruckes) ausgeglichen. Die Druckdifferenz bezieht sich nun nicht bloß auf die Haupthöhle der Nase, sondern auch auf die Nebenhöhlen. Auch aus diesen wird im Beginn der Inspiration Luft abgesaugt, es entsteht in ihnen ein luftverdünnter Raum, der später, hauptsächlich nach Schluß der Inspiration durch Eindringen von Luft aus dem Hauptstrom in die Nebenhöhlen der Nase ausgeglichen wird. Dadurch entstehen vorübergehend Zweigströme, die vom Hauptstrom der Luft weg gegen die Nebenhöhlen zu vordringen. Mink[1]) hat die Existenz dieser Zweigströme an einem Modellversuch demonstriert, der im 2. Band dieses Handbuches S. 158 beschrieben ist. Nach Mink führt der Nebenstrom zur hinteren Nebenhöhlengruppe, dem Sinus sphenoidalis und den hinteren Siebbeinzellen, gerade über die Regio olfactoria hin. Da dieser Nebenstrom um so stärker ist, je stärker gesaugt und je plötzlicher das Ansaugen abgebrochen wird, erklärt sich nach Mink der Vorgang beim Schnüffeln, bei dem ja genau dementsprechend kurze, starke, aber jäh abbrechende Inspirationsbewegungen ausgeführt werden[2]). Da sich ferner der Nebenstrom von den oberen Teilen des Hauptstromes abspaltet, die von der vordersten Partie der Nasenlöcher herstammen, würde sich dadurch auch die Beobachtung von Fick[3]) erklären, daß man einen Riechstoff nur dann riecht, wenn man ihn durch ein Röhrchen in den vorderen Teil des Nasenloches einführt, nicht aber, wenn man ihn weiter hinten einleitet. Zwaardemaker (Geruch, S. 67ff.) vermochte geradezu das „*Riechfeld*" zu bestimmen, d. h. jenes Gebiet, innerhalb dessen man bei einer gegebenen Kopfstellung Gerüche wahrzunehmen vermag.

Die Hypothese von Braune und Clasen ist stark umstritten. M. v. Vintschgau wandte gegen sie ein, daß man schon beim Beginn der Inspiration rieche und nicht erst am Ende. Dem suchte Gaule[4]) durch die Bemerkung zu begegnen, daß auch schon im Beginn des Einatmens Luft gegen die Nebenhöhlen zu vordringe. Ferner wird eingewendet, daß nach dieser Hypothese zu erwarten wäre, daß beim Fehlen oder bei Verstopfung der Nebenhöhlen das Riechen verschwinden müsse. Nun ist aber die Größe der Siebbeinhöhlen und des Sinus sphenoidalis außerordentlich variabel, und auch bei rudimentärer Entwicklung derselben ist beim Menschen keine Abnahme des Riechvermögens beobachtet worden. Mihalkovics[5]) vermutet daher, daß die Keilbein- und die Stirnbeinhöhlen rudimentäre Reste des bei osmotischen Tieren weiter ausgebildeten Riechapparates seien, denn bei vielen osmotischen Tieren findet man in diesen Höhlen auch Riechwülste.

Auch die Vorgänge beim Schnüffeln werden meist anders erklärt, indem man annimmt, daß dabei durch eine besondere Stellung der Nasenflügel die Zuleitung wenigstens eines Teiles der Einatmungsluft zur Riechspalte begünstigt wird. Ch. Bell wies darauf hin, daß sich beim gewöhnlichen Einatmen ein innerer Ring, der das Vestibulum nasi nach innen begrenzt, und den man nach v. Vintschgau (S. 244) mittels eines Spiegels an sich selbst gut beobachten kann, erweitert, während er beim Schnüffeln verengt wird. Dadurch werde im letzteren Falle der Luftstrom mehr nach oben getrieben. Auch G. H. Meyer nahm an daß beim Schnüffeln durch die Stellung der Nasenflügel ein kleiner Teil des Luftstroms direkt gegen die Regio olfactoria hingetrieben werde. Daß dabei der Agger nasi eine besondere Rolle spielt, wie eine Zeitlang angenommen wurde[6]), wird jetzt in Abrede gestellt. Wegen weiterer Einzelheiten in dieser

[1]) Mink, P. J.: Physiologie der oberen Luftwege. Leipzig: F. C. W. Vogel 1920.

[2]) Nach E. V. Ullmann (Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenkrankh. Bd. 6, S. 570. 1923) tritt beim Schnüffeln infolge von Druckherabsetzung in der Mundhöhle auch eine Einzie hung des Mundbodens auf.

[3]) Fick, A.: Lehrb. d. Anat. u. Physiol. d. Sinnesorgane. S. 100. Lahr 1864.

[4]) Gaule, J.: Physiologie der Nase usw. Heymanns Handb. d. Laryngol. Bd. III, 1. Hälfte, S. 152. Wien 1900.

[5]) Mihalkovisc, V. v.: Anatomie der Nase. Ebenda S. 1.

[6]) A. Fick (l. c.) war der Ansicht, daß der Luftstrom beim Einatmen durch den Agger nasi in zwei ungleiche Teile geteilt werde. Die nach dem oben Angeführten allein für das Riechen in Betracht kommende, durch den vorderen Teil der Nasenlöcher einströmende Luft sollte dorsal von ihm direkt der Riechspalte zugeleitet werden. Beim Schnüffeln wäre daher die von Bidder angegebene Erweiterung besonders der vorderen Teile der Nasenlöcher von Bedeutung.

Kontroverse vergleiche man die eingehenden Darlegungen von Zwaardemaker (Geruch, S. 41ff.) und von Gaule (l. c.).

Der zweite Weg, auf dem die den Riechstoff enthaltende Luft in die Riechspalte eindringen kann, führt vom Nasenrachenraum her durch die Choanen. Dieser biologisch sehr bedeutsame Riechmechanismus liefert uns die Geruchsempfindungen, welche mit den Geschmacksempfindungen zu jener Einheit verschmelzen, die der Laie den „Geschmack" der Speisen und Getränke nennt, und er wurde deshalb von Zwaardemaker als das *gustatorische Riechen* bezeichnet. Zwaardemaker nimmt an, daß schon bei längerem Kauen der Speisen Duftstoff in den Pharynx hineindiffundieren und mit der Exspirationsluft in die Nase gelangen könne. Der Hauptakt spielt sich aber jedenfalls beim Schlucken ab. Während der Bissen durch den Pharynx gedrängt wird, ist der Zugang zum Nasenrachenraum durch das gehobene Gaumensegel verschlossen. Sobald der Bissen aus dem Pharynx in den Oesophagus getreten ist, löst sich dieser Verschluß, und nun erfolgt ein Exspirationsstoß, der die mit dem Dampf der Speisen und Getränke beladene Luft von hinten her direkt an das Riechorgan herantreibt. Dabei ist aber folgendes zu beachten. Nach Mink nimmt der Luftstrom bei der Exspiration nicht denselben Weg wie bei der Inspiration, sondern verläuft geradeswegs am Boden der Nasenhöhle von den Choanen zu den Nasenlöchern. Hierbei wären also noch geringere Chancen für das Eindringen von Luft in die Riechspalte gegeben als bei der Inspiration. Wenn daher nach dem Schluckakt die Geruchsempfindung, wie die Erfahrung lehrt, besonders stark ist, so ist wohl anzunehmen, daß dabei durch irgendwelche Vorgänge in der Gegend der Choanen, die uns heute noch unbekannt sind, der Zugang der Ausatmungsluft zur Regio respiratoria besonders erleichtert ist. Zwaardemaker (Geruch, S. 77, Anm.) macht auf die geringe Abnahme des Luftdrucks über dem Gaumensegel während des Schluckens aufmerksam, die sich auch auf die Nebenhöhlen und blinden Buchten der Nasenhöhle fortsetzt und das Eindringen von Luft nach dem Schlucken begünstigt. Offenbar muß der Zugang zur Riechspalte bei Öffnen des Gaumensegelverschlusses besonders leicht sein, sonst hätte nicht Rollett beim Gurgeln Flüssigkeit bis auf das Riechepithel selbst heranspritzen können (s. unten S. 269).

Zwaardemaker (Geruch, S. 71ff.) hat den Beschlag von Wassertröpfchen, der beim Ausatmen an einer kalten Metall- oder Glasplatte erscheint, benützt, um sich über die Konfiguration des Nasenimnern Aufschluß zu verschaffen. Der *Atemfleck*, wie er ihn nennt, jeder Seite spaltet sich beim Verdunsten in zwei getrennte Teile, die nach Zwaardemaker und Mink dadurch hervorgerufen sind, daß der Luftstrom zu beiden Seiten der unteren Nasenmuschel vorbeistreicht[1]). Da es aber beim inspiratorischen wie beim gustatorischen Riechen weniger auf den Verlauf des Exspirationsstromes beim gewöhnlichen Ausatmen ankommt, wird man aus den Atemflecken nur den allgemeinen Schluß auf Verschluß bzw. größere oder geringere Durchlässigkeit der Atemwege überhaupt ziehen dürfen.

Nachdem die Riechstoffe in die Riechspalte eingedrungen sind, müssen sie nunmehr auf das Riechepithel selbst einwirken. Dieses ist aber von einer dünnen Schicht seröser Flüssigkeit, dem Sekret der Bowmanschen Drüsen, überzogen, und es ist die Frage, wie sie diese durchdringen. Nach der Ansicht von Teudt[2]) ist das freilich nicht nötig. Vielmehr sollen nach ihm die Riechstoffmoleküle Strahlen bestimmter Schwingungsfrequenz entsenden, welche, sobald die Riech-

[1]) Abbildung der Atemflecken und weitere Einzelheiten in diesem Handbuch Bd. 2, S. 153.

[2]) Teudt, H.: Biol. Zentralbl. Bd. 33, S. 364. 1913; Bd. 40, S. 259. 1920.

stoffe in die Nase eingedrungen sind, jene Riechnerven, die gerade auf diese Frequenzen abgestimmt sind, durch Resonanz in Erregung versetzen. Eine ganz analoge Hypothese hat HEYNINX[1]) aufgestellt. Auch er schließt aus der Eigenschaft der Riechstoffe, ultraviolettes Licht von bestimmter Wellenlänge zu absorbieren (s. unten S. 275), auf ihre Fähigkeit, Strahlen von derselben Wellenlänge auszusenden, die bei direktem Kontakt mit der Riechschleimhaut das Riechepithel durch Resonanz reizen sollen[2]). Aber diese Hypothesen sind durchaus ungenügend begründet[3]). Gibt man daher solche Distanzwirkungen auch auf ganz kurze Entfernungen nicht zu, so muß man annehmen, daß die Riechstoffe selbst bis zu den Riechzellen vordringen. Da ist nun die verbreitetste Ansicht die, daß sie, um bis zu den Sinneshärchen zu gelangen, wenigstens spurenweise in der wässerigen Flüssigkeit der Riechschleimhaut gelöst werden müssen. Anderes, wie z. B. daß sie durch Wirbelströmungen, die an der Oberfläche erzeugt werden, an die Receptoren herangestrudelt werden, oder gar ein Einreißen des dünnen Flüssigkeitshäutchens über den Riechzellen wie über einer fettigen Glasplatte, woran man nach Versuchen von PRÉVOST (s. v. VINTSCHGAU, S. 263) allenfalls noch denken könnte, ist sehr wenig wahrscheinlich. Vielmehr ist am wahrscheinlichsten die Auffassung, daß der Riechstoff, auch wenn er nur in äußerst geringer Konzentration in der Nasenflüssigkeit gelöst ist, vom Riechepithel sehr rasch aus ihr aufgenommen wird. Hierfür ist nämlich der Verteilungssatz von NERNST maßgebend, auf den in diesem Zusammenhang besonders ZWAARDEMAKER[4]), HENNING, BACKMANN[5]) und KREMER[6]) hingewiesen haben. Er sagt aus, daß sich ein Stoff zwischen zwei Lösungsmitteln in einem konstanten, durch die Löslichkeit in beiden bestimmten Verhältnis verteilt. Nun sind die Riechstoffe in Wasser wenig, in Lipoiden dagegen leicht löslich, sie werden daher dem Wasser rasch entzogen und im lipoidhaltigen Riechepithel gespeichert werden[7]). KREMER wies bei einer Anzahl von Riechstoffen nach, daß sie durch Ringerlösung, welche Lecithin oder den Preßsaft oder einen Extrakt aus Ochsenhirn enthält, in viel reichlicherer Menge aus Luft aufgenommen werden als durch reines Wasser. Damit steht ferner in guter Übereinstimmung, daß die Riechkraft verschiedener Riechstoffe, wie WATSON[8]) zeigte, ihrer Fähigkeit, durch Tierkohle adsorbiert zu werden, parallel geht. Die Herabsetzung der Oberflächenspannung des Wassers bietet keine so gute Übereinstimmung. Auch ist vermutlich zu unterscheiden zwischen der Löslichkeit der Riechstoffe in der Flüssigkeit der Riechschleimhaut und der in reinem Wasser und daher ein Gleichsetzen beider nicht ohne weiteres zulässig.

[1]) HEYNINX, A.: Essai d'olfactique physiologique. Thèse de Bruxelles 1919.

[2]) Eine ähnliche Vermutung hatte früher schon ZWAARDEMAKER ausgesprochen (vgl. Ergebn. d. Physiol. Bd. 1, 2. Hälfte, S. 898. 1902), später wurde sie nochmals von W. G. UNGERER und R. B. STODDARD (Perfumery and essent. oil record Bd. 13, S. 41. 1922) wiederholt.

[3]) Man vgl. die (freilich nicht durchweg stichhaltigen) Einwände von HELLER (Biol. Zentralbl. Bd. 39, S. 364. 1919 und Bd. 41, S. 138. 1921) und die besonders triftigen von DURRANS und PARRY (Perfum. and essent. oil record Bd. 11, S. 12. 1920 und Bd. 13, S. 44. 1922).

[4]) ZWAARDEMAKER, H.: Engelmanns Arch. f. Physiol., Suppl. 1902, S. 425.

[5]) BACKMANN, E. L.: Journ. de physiol. et de pathol. gén. Bd. 17, S. 1. 1917; Upsala läkareförenings förhandl. N. F. Bd. 22, S. 319. 1917.

[6]) KREMER, J. H.: Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 1, S. 715. 1917.

[7]) Nach ZWAARDEMAKER (Denker-Kohlers Handb. d. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk.) hat PARKER (Smell, taste and allied senses in vertebrates. Philadelphia 1922) den Lipoidgehalt der Riechhärchen auch mit histologischen Methoden nachgewiesen.

[8]) WATSON, E. R.: Biochem. Journ. Bd. 16, S. 613. 1922.

Der Nernstsche Verteilungssatz gilt auch für die Abgabe des Dampfes von Riechstoffen aus ihrer Lösung in einer Flüssigkeit an die Luft. Wir können die Luft als Lösungsmittel für den Dampf des Riechstoffes betrachten[1]) und haben dann eine Verteilung zwischen Flüssigkeit und Dampfraum vor uns. Je größer die Löslichkeit des Riechstoffes in Luft gegenüber der im flüssigen Lösungsmittel ist, desto mehr Dampf wird an die Luft abgegeben. Umgekehrt werden Riechstoffe, deren Verteilungsquotient für Luft gegenüber dem flüssigen Lösungsmittel ungünstig ist, von dem letzteren nur in niedriger Konzentration abgegeben. So konnte Zwaardemaker (l. c. S. 424) zeigen, daß eine 1proz. Lösung von β-Ionon in flüssigem Paraffin geruchlos ist, daß aber der Veilchengeruch auftritt, wenn man die Lösung mit Wasser schüttelt oder Alkohol hinzufügt. Tschirch (l. c.) weist darauf hin, daß diese Tatsache von den Parfümfabrikanten zum „Befestigen" der Riechstoffe benutzt wird. Die fixierenden Mittel lassen die Riechstoffe nur in den gewünschten niedrigen Konzentrationen nach und nach entweichen. (Über eine andere Wirkung des Fixierens s. unten S. 286.) Da der Verteilungsquotient, das Verhältnis der Konzentration in beiden Lösungsmitteln, bei konstanter Temperatur konstant ist, so nimmt selbstverständlich die Konzentration des Dampfes über der flüssigen Lösung eines Riechstoffes mit deren Verdünnung ab, wenn nicht etwa durch letztere eine Dissoziation hervorgerufen wird.

Wenn der Riechstoff bei seinem Vordringen an das Riechepithel wirklich im Wasser gelöst wird, so ist zu erwarten, daß auch Duftstoffe, die in wässeriger Lösung an das Riechepithel herangebracht werden, eine Geruchsempfindung auslösen. Darüber gehen aber die Angaben und Meinungen der Autoren noch auseinander. In den ersten Versuchen dieser Art blieb unberücksichtigt, daß Wasser die Riechschleimhaut, wenn es mit ihr in Berührung kommt, schädigt und Verlust des Geruchs herbeiführt. Um diesen Fehler zu vermeiden, verwendete Aronsohn[2]) körperwarme physiologische Kochsalzlösung als Lösungsmittel. Wenn er diese, mit Riechstoffen versetzt, bei vornüber geneigtem Kopf in die Nase einfließen ließ, spürte er auch den Geruch. Indessen hat insbesondere Veress[3]) gezeigt, daß es bei der von Aronsohn eingenommenen Kopfhaltung unmöglich ist, die Luft in der engen Riechspalte völlig durch die Flüssigkeit zu verdrängen. Die Versuche von Aronsohn sind daher nicht beweiskräftig, aber es hat bis heute auch noch niemand einen ganz sicheren Gegenbeweis erbracht[4]). Veress fand in seinen eigenen Versuchen, daß die Gerüche dabei stark abgeschwächt und sehr wenig charakteristisch werden, so daß man bloß die Geruchsklasse, und auch die erst nach einiger Übung, erkennen kann. Indessen sei auch das nur zum geringen Teil eine Funktion des Geruchsorgans selbst.

c) Adäquate und inadäquate Reizung des Geruchsorgans.

Sobald die Riechstoffe an die Riechzellen herangelangt sind, erfolgt nun die Einwirkung auf diese selbst. Sie werden durch den chemischen Reiz „erregt", d. h. der Reiz muß zunächst im Riechepithel den Vorgang der inneren Erregung auslösen, den wir heute als eine Änderung des Stoffwechsels betrachten, und der sich dann in der anschließenden Riechleitung nach den Riechzentren hin fortpflanzt. Dabei müssen wir aber sorgfältig das Mißverständnis ausschalten, dieser Prozeß sei deswegen ein chemischer, weil der äußere Reiz ein chemischer ist. Auch wenn der äußere Reiz ein mechanischer ist wie beim Gehörssinn oder dem Drucksinn, ist der Nervenprozeß ein chemischer. Die Energieform des äußeren Reizes hat mit der Energieform des Nervenprozesses nichts zu tun.

[1]) Erdmann (Journ. f. prakt. Chem. Bd. 61, S. 225. 1900) hat nachgewiesen, daß Riechstoffe, wie Citral, Geraniol und Ionon, sich in flüssiger Luft lösen. Mit Rücksicht auf die Analogie mit Lösungen fester in flüssiger Phasen mag es im folgenden gestattet sein, der bequemeren Ausdrucksweise wegen nach dem Vorgehen von Tschirch (Schweiz. Chem.-Zeitung 1922, S. 118), der die hier vorliegenden Verhältnisse besonders klar dargestellt hat, die bei Lösungen gebräuchliche Nomenklatur auch auf den Dampfraum zu übertragen, also, wenn Sättigungsdruck vorliegt, von einer gesättigten Lösung, bei hohem Partialdruck von hoher, bei niedrigem Partialdruck von niedriger Konzentration des Dampfes zu sprechen.

[2]) Aronsohn, E.: Du Bois' Arch. f. Physiol. 1886, S. 321.

[3]) Veress, E.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 95, S. 368. 1903.

[4]) Die Versuche von Henning (Geruch, S. 203), der in der Badewanne mit hintenüber geneigtem Kopf (wobei sich die Riechspalte zuverlässiger mit Flüssigkeit füllt) unter Wasser keine Geruchsempfindung bei Zufuhr von Riechstoffen hatte, sind auch nicht beweisend, weil sie wiederum mit Wasserfüllung angestellt sind.

Man kann das an anderen Sinnesorganen dadurch beweisen, daß man sie durch inadäquate Reize in Erregung versetzt. Am Geruchsorgan ist das schwierig. Thermische und mechanische Reizung ist unwirksam[1]). Dagegen scheint möglicherweise elektrische Reizung einen Geruch zu geben. Althaus[2]) konnte in einem Falle von doppelseitiger Trigeminuslähmung durch galvanische Reizung einen Geruch auslösen, und Aronsohn[3]) beobachtete bei elektrischer Reizung der mit physiologischer Kochsalzlösung gefüllten Nase an der Kathode und Anode spezifisch verschiedene Gerüche. Als inadäquate Reizung kann ferner die Reizung mit chemischen Substanzen betrachtet werden, die an sich nicht riechen, die aber, wenn sie direkt mit dem Riechepithel in Berührung kommen, dasselbe in Erregung versetzen. Solche Substanzen sind nach Aronsohn manche Salze, wie Magnesiumsulfat, Natriumphosphat, Kaliumpermanganat in wässeriger Lösung. Diese Angaben sind später von W. Nagel (S. 602), Vaschide[4]) und bezüglich des Kaliumpermanganats auch von Rollett[5]) bestätigt worden. Backmann[6]) findet, daß das Kaliumpermanganat und ebenso wenig flüchtige organische Substanzen, wie z. B. Palmitinsäure, Nitrotoluidin, Antipyrin, nur im Anfang und eine Zeitlang nach dem Aufhören des Einfließens ihrer Lösung einen Geruch geben, nicht aber während dauernder Durchströmung. Er setzt das zur Wirkung des konstanten Stromes auf Nerven und Muskeln in Beziehung und erklärt es aus seiner unten S. 294 angeführten Erregungstheorie[7]).

Bezüglich der Einzelheiten dieses Erregungsvorganges im Geruchsorgan (das Zentralnervensystem eingerechnet), sind wir auf Schlüsse angewiesen, die wir aus der Art der Geruchsempfindungen unter normalen und pathologischen Verhältnissen ziehen können. Wir wollen daher im folgenden die wichtigsten dieser Tatsachen voranstellen, aus ihnen die wahrscheinlichste Hypothese ableiten und diese dann an weiterem Tatsachenmaterial auf ihre Zulässigkeit prüfen.

2. Riechschärfe und Geruchsstärke.

a) Olfactometrie.

Man bezeichnet die Empfindlichkeit des Riechorgans für einen bestimmten Geruch als die *Riechschärfe* oder *Geruchsschärfe* (v. Vintschgau, S. 270) und mißt sie durch den Schwellenwert des Reizes, d. h. durch die eben wirksame Konzentration des Duftstoffes. Handelt es sich dabei um den Vergleich der Reizschwelle eines und desselben Riechstoffes bei verschiedenen Individuen oder an demselben Individuum zu verschiedenen Zeiten, so bezeichnet man diese Bestimmungen als *Olfactometrie*. Die Untersuchung der Reizschwelle verschiedener Riechstoffe an einer und derselben Person unter gleichbleibenden Bedingungen wird von Zwaardemaker *Odorimetrie* genannt. Wie man sieht, betrifft diese Bezeichnungsweise nur den Unterschied in der Verwertung der Messungen, die Meßmethode bleibt in beiden Fällen dieselbe. Je nachdem, ob man es bei einem bloßen Vergleich der relativen Schwellenkonzentrationen bewenden lassen will oder ob man darauf ausgeht, die Schwellenkonzentrationen möglichst in absolutem physikalischen Maß zu bestimmen, verwendet man verschiedene Apparate.

[1]) Die einzige diesbezügliche Angabe über Geruchsempfindung bei starkem Schneuzen ist von niemandem bestätigt worden (s. v. Vintschgau, S. 256).

[2]) Althaus: Dtsch. Arch. f. klin. Med. Bd. 7, S. 563. 1870.

[3]) Aronsohn, E.: Du Bois' Arch. f. Physiol. 1884, S. 460; 1886, S. 337ff.; Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1888, S. 370. Die ältere, wenig beweisende Literatur bei v. Vintschgau, S. 253. Hennings Annahme (S. 201), daß der Geruch bei *galvanischer* Reizung ein Ozongeruch sei, ist unbegründet (vgl. Teudt: Biol. Zentralbl. Bd. 40, S. 261. 1920).

[4]) Vaschide: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 53, S. 165. 1901.

[5]) Rollett, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 74, S. 412. 1899.

[6]) Backmann, E. L.: Hygiea Jg. 79, 1. Teil, S. 886. 1917. Auch Upsala läkareförenings förhandl. N. F. Bd. 22, S. 319. 1917.

[7]) Veress (a. a. O. S. 395) bezieht die Geruchsempfindung, die im Beginn des Einfließens von Riechstofflösungen in die Nase entsteht, auf Verschiebungen der Berührungsgrenze von Flüssigkeit und Luft und auf Luftwirbel, welche das Geruchsorgan „in gewohnter Weise" reizen.

Zu bloßen Vergleichszwecken eignet sich am besten das bequeme *Olfactometer* nach Zwaardemaker. Es besteht — vgl. Abb. 50 — in der einfachsten Ausführung aus einem beiderseits offenen Glasrohr, dessen eines aufgebogenes Ende *a* in die vordere Hälfte eines Nasenloches eingeführt wird. Über den distalen Teil *b* wird ein zylindrisches Rohr *c* übergeschoben, das den Riechstoff trägt. Dieser ist gegen das Verdunsten nach außen hin durch einen Überzug aus Glas oder Metall geschützt. Gegen die Nase hin wird der Riechzylinder durch die Holzplatte mit Griff *d* abgedeckt. Ragt der Riechzylinder über das distale Ende der Glasröhre *b* hinaus, so verdunstet an seiner Innenfläche der Riechstoff, und sein Dampf gelangt beim Einatmen in die Nase. An einer bei *b* angebrachten Teilung wird bestimmt, wie weit der Riechzylinder über das Ende des Glasrobres vorgeschoben werden muß, damit die an der Riechfläche vorüberstreichende Luft genügend Dampf aufnimmt, um eine eben merkliche Geruchsempfindung auszulösen. Als Geruchsträger kann man entweder feste Riechstoffe verwenden, wie Wachs oder Kautchuk, oder man imprägniert poröse, außen überglaste Tonzylinder mit einem Riechstoff. Da bei einem und demselben Riechstoff, gleicher Strömungsgeschwindigkeit der Luft und gleicher Temperatur die Konzentration des Dampfes der Länge der exponierten Riechfläche proportional ist, so läßt sich die Riechschärfe bei mittlerer Geschwindigkeit des Einatmens mit einer für klinische Zwecke hinreichenden Genauigkeit bestimmen. Als Riechstoff verwendet Zwaardemaker Kautschuk, bei dem die Riechschwelle durchschnittlich erreicht wird, wenn er 1 cm über das Glasrohr hervorragt (vgl. unten). Den so gelieferten Schwellenwert des Reizes bezeichnet Zwaardemaker als die *Olfactie*. Braucht man bei herabgesetzter Riechschärfe eine größere Länge der Verdunstungsfläche, so erhält man die Riechschärfe als reziproken Wert dieser Länge, liegt z. B. die Schwelle bei 6 cm, so beträgt die Riechschärfe („Olfactus") bloß $^1/_6$. Für noch stärkere Gerüche empfiehlt Zwaardemaker einen Zylinder aus Ammoniak-Guttapercha (Gummi ammonicum und Guttapercha zu gleichen Teilen gegossen), dessen Schwelle ungefähr 25 mal niedriger liegt als die für Kautschuk, so daß bei einer Riechschwelle von 1 cm die Riechschärfe $^1/_{25}$ der normalen ist; für allerstärkste Gerüche endlich Asa foetida und Damarharz aa (1 cm gleich 100 Olfactien) und Ichthyol und Bimsstein aa (1 cm gleich 500 Olfactien). Zur Dauerverwendung flüssiger oder gelöster Riechstoffe hat Zwaardemaker ferner ein „Olfactometer mit Magazinzylinder" konstruiert, bei dem der Riechzylinder mit einer genau bestimmten Konzentration des Riechstoffes imprägniert ist und dauernd gebrauchsfertig aufbewahrt werden kann. Schließlich gibt Zwaardemaker noch ein „Präzisionsolfactometer" an, bei dem der Dampf des Riechstoffes in eine Riechröhre angesaugt wird und erst an letzterer, eventuell nach weiterer Verdünnung mit Luft, gerochen wird. Bezüglich aller Einzelheiten muß auf die Beschreibung von Zwaardemaker (Tigerstedts Handb. d. physiol. Methodik, Bd. 3, 1, S. 61ff., und Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmeth., S. 498ff.) verwiesen werden.

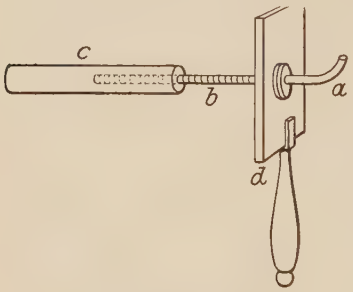


Abb. 50. Olfactometer nach Zwaardemaker.

Von den Verfahren zur absoluten Schwellenbestimmung haben die älteren mannigfache Fehlerquellen. Es wurde eine kleine Menge des Riechstoffes abgewogen und dann in Luft oder in einem Lösungsmittel so lange verdünnt, bis eine Dampfkonzentration erreicht war, die bei Einatmen eben eine Geruchs-

empfindung vermittelt. Einzelheiten darüber findet man bei ZWAARDEMAKER an den oben zitierten Orten. Zweckmäßiger ist es, wie HENNING (S. 410) empfiehlt, den Dampf in die Nase einzublasen, weil das eine viel schärfere Bestimmung der Riechschwelle gestattet. Ferner wies HENNING auch auf die Verwendung der Methoden der Gasanalyse hin. Ein Olfactometer, das davon Gebrauch macht und außerdem die Fehler des Abwägens und der Absorption an der Wand der Gefäße vermeidet, wurde von mir und KOHLRAUSCH angegeben.

In diesem Apparat, der in Abb. 51 abgebildet ist, läßt man in dem Gefäß *V* den Riechstoff bis zur Sättigung verdampfen, und zwar wird von jeder Wägung abgesehen und die Konzentration des Dampfes in Grammen pro Kubikzentimeter aus dem Sättigungsdruck des Dampfes bei der gegebenen Temperatur, dem Luftdruck und der Dampfdichte berechnet. Von dem gesättigten Dampf wird unter Atmosphärendruck ein genau abgemessener Teil auf dem Wege *1*, H_2, *3*, *4*, H_3, *5* in das Mischgefäß *M* übergeführt und in diesem beliebig mit Luft verdünnt. Dieser verdünnte Dampf wird dann durch die Doppelolive *D* in beide Nasenlöcher zugleich eingeblasen. Bei zu hohem Sättigungsdruck kann allerdings die Zwischenschaltung eines zweiten Verdünnungsrohres notwendig werden. Weitere Einzelheiten siehe bei HOFMANN und KOHLRAUSCH[1]).

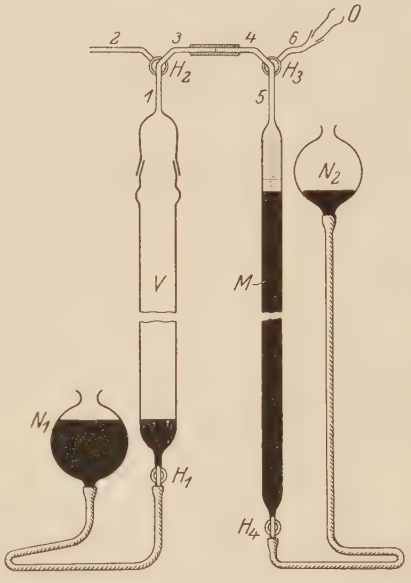


Abb. 51. Dampfdruck-Olfactometer nach HOFMANN und KOHLRAUSCH.

Bei allen bisher angeführten Methoden lassen sich zwar mehr oder weniger exakt die Bedingungen angeben, unter denen eine Dampfkonzentration erreicht wird, die eben gerade einen Geruch vermittelt, dagegen ist es mit keiner dieser Methoden möglich, die zum Auslösen des Geruchs eben hinreichende Dampfkonzentration an der Riechschleimhaut selbst zu messen. Beim bloßen Einatmen mischt sich ja die riechstoffhaltige Luft in unkontrollierbarer Weise mit der Luft der Umgebung und mit der der Nasenhöhle, speziell der Riechspalte. Selbst beim Einblasen von Duft in die Nase ist man nicht sicher, ob die Dampfkonzentration wirklich bis an das Riechepithel heran gleichbleibt. Am ehesten noch sollte man dies erwarten bei der von ZWAARDEMAKER zuletzt[2]) angegebenen Camera odorata, einer 400 l fassenden kubischen Kammer, in der man eine abgemessene Menge des Riechstoffes vollständig verdunsten läßt, und in die dann der Beobachter den Kopf hineinsteckt und die riechstoffhaltige Luft einatmet. Nach mehreren Atemzügen sollte sich dann ein Ausgleich zwischen der parfümierten Luft der Kammer und der Luft in den Atmungsorganen einstellen, so daß überall dieselbe Dampfkonzentration vorhanden wäre, wenn das nicht wieder durch die von FICK angegebene rasche Adsorption des Riechstoffs an die Wände der Atemwege gestört würde.

[1]) HOFMANN, F. B. u. A. KOHLRAUSCH: Biochem. Zeitschr. Bd. 156, S. 287. 1925.

[2]) Beschreibung bei OHMA: Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 6, S. 570. Vorher hatten schon E. FISCHER und F. PENZOLDT (Biol. Zentralbl. Bd. 9, S. 61. 1888; Liebigs Ann. d. Chem. Bd. 239, S. 131. 1887) eine ganz analoge Methode angewandt.

Bei den Schwellenbestimmungen ist, wie bei allen derartigen Versuchen, die psychische Einstellung der Versuchsperson von größter Wichtigkeit. Es ist selbstverständlich, daß sie ihre Aufmerksamkeit voll auf den Versuch richten muß und nicht etwa durch Nebenvorgänge abgelenkt werden darf. Vor allem darf nicht der geringste Nebengeruch im Versuchsraum vorhanden sein. Komuro[1]) fand die mit dem Olfactometer in einer völlig geruchlosen Kammer (Camera inodorata von Zwaardemaker; die letzten Reste von Geruch werden durch Bestrahlen mit einer Quarzlampe beseitigt) um 24% niedriger als in gewöhnlicher, auch schon möglichst geruchsfreier Umgebung. Es zeigt sich ferner selbst bei geschulten Personen, daß die Reizschwelle mit Wiederholung der Versuche anfangs etwas absinkt, ehe sie einen konstanten Wert erlangt. Ferner muß man unterscheiden zwischen der Dampfkonzentration, bei der überhaupt ein zunächst unbestimmter Geruch auftritt — Zwaardemakers „Reizschwelle", Hennings „Empfindungsschwelle" — und der Schwelle für das Erkennen des charakteristischen Geruchs, die von Zwaardemaker „Erkennungsschwelle", von Henning „Wahrnehmungsschwelle", am besten aber wohl die „spezifische Schwelle" genannt wird. Der Unterschied zwischen den beiden Schwellen ist je nach der Qualität des Geruchs verschieden groß.

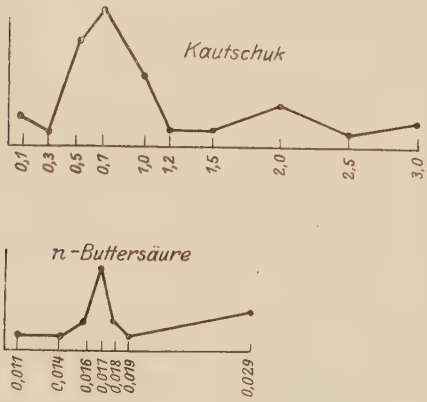


Abb. 52.

Was nun die zuletzt erwähnte spezifische Schwelle anlangt, so war zunächst durch Massenversuche zu entscheiden, ob man denn überhaupt von einer „normalen", durchschnittlich gültigen Reizschwelle sprechen kann. Zwaardemaker hat solche Vergleichsbestimmungen in größerer Zahl an seinem Olfactometer durchgeführt (vgl. Geruch, S. 130ff.), und ich habe ebenfalls durch Herrn Mitsumoto am Dampfdruck-Olfactometer größere derartige Reihen ausführen lassen. Beide Untersuchungen ergaben weitgehend übereinstimmende Resultate. Stellt man das Ergebnis graphisch zusammen, wie es in Abb. 52 für die Zwaardemakersche Reihe und für die n-Buttersäure nach Mitsumoto geschehen ist, und vergleicht das mit der Tabelle 1 für Naphthalin nach Mitsumoto, so erkennt man, daß die Schwellenwerte in einem gewissen Bereich gehäuft sind. Unterhalb dieses Maximums liegen nur einige Fälle, bei denen die Geruchsempfindlichkeit besonders hoch ist. Oberhalb desselben erhält man eine lang sich hinziehende Kurve, von der bei der Buttersäure nur ein kurzes Stück wiedergegeben ist. Darin stecken alle jene Fälle, in denen die Geruchsempfindlichkeit aus angeborener Variation oder infolge sekundärer Schädigung herabgesetzt ist.

Tabelle 1. Reizschwellen für Naphthalin.

Konzentration in Millionstel mg in 1 ccm Luft	Zahl der Personen	Konzentration in Millionstel mg in 1 ccm Luft	Zahl der Personen	Konzentration in Millionstel mg in 1 ccm Luft	Zahl der Personen
2,4	1	3,5	1	5,4	1
2,6	2	3,7	1	5,6	1
2,7	1	3,8	1	8,6	1
2,8	2	4,0	4	10,4	1
3,1	1	4,1	4	12,0	2

[1]) Komuro, K.: Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 6, S. 25. 1921.

In die Variationskurve dürfte man nur die ersteren Fälle einbeziehen. Da man aber nicht weiß, wo diese abbrechen, wird es am richtigsten sein, statt einer Fehlerrechnung, wie sie z. B. Zwaardemaker ausführt, bloß den Gipfel der Häufigkeitskurve als die *durchschnittliche Empfindlichkeit* zu nehmen und außerdem das nur von einzelnen Personen erreichte *Höchstmaß* der Empfindlichkeit hinzuzufügen.

Griesbach[1]) hat mehrere Personen (Nichtraucher mit normalem Atemfleck) mittels des Zwaardemakerschen Kautschukolfactometers untersucht und fand die Schwelle

bei 0,7 cm	41 mal
„ 1,0 „	6 mal
„ 1,5 „	32 mal
„ 2,0 „	3 mal
„ 3,0 „	4 mal.

Fälle unter 0,7 cm fehlen hier. Woran das liegt, ist schwer zu sagen.

Die Angaben über Geschlechtsunterschiede der Riechschärfe sind nicht genügend gesichert. Toulouse und Vaschide[2]), Garbini[3]), Di Mattei[4]) und Thompson[5]) fanden bei Frauen eine höhere Riechschärfe als bei Männern, Bailey und Nichols[6]) sowie Ottolenghi[7]) geben das Entgegengesetzte an. Die größten Versuchszahlen haben Toulouse und Vaschide, nach denen die unspezifische Reizschwelle bei Kindern bis zum 6. Lebensjahre zunimmt, dann aber allmählich abnimmt. Das Erkennen der Gerüche — gemessen an der spezifischen Schwelle — soll dagegen noch bis zum 12. Lebensjahre zunehmen, bei Mädchen rascher als bei Knaben. Die Autoren führen das wohl mit Recht auf die Verfeinerung der Geruchsunterscheidung durch Erfahrung und Erziehung zurück. Unterschiede dieser Art dürften auch das Auseinandergehen in den Angaben der verschiedenen Autoren erklären (vgl. auch Henning, S. 416). Im Alter nimmt die Geruchsschärfe deutlich ab [Vaschide[8])]. Ferner fanden Toulouse und Vaschide[9]), daß die meisten Personen mit der linken Nasenhälfte besser riechen als mit der rechten, was sie auf das allgemeine Überwiegen der linken Großhirnhälfte — mit der der ungekreuzte Olfactorius zusammenhängt — über die rechte beziehen. Henning (S. 263) bestätigt das, weist aber auf Asymmetrie der beiden Nasenhälften als mögliche Ursache hin. Javaner haben nach Grijns[10]) für Essigsäure, Ammoniak und Phenol im Durchschnitt eine doppelt so hohe Riechschärfe wie Europäer. Bei Kriminellen fand Ottolenghi (l. c.) die spezifische Reizschwelle gegenüber normalen Personen im Durchschnitt etwas erhöht, besonders deutlich aber ist das Fehlen von Personen mit besonders guter Riechschärfe bei Verbrechern. Hier handelt es sich wohl wiederum um ein Anzeichen von geistiger Stumpfheit. Bei Taubstummen ist nach Ferrai[11]) die Riechschärfe, wenn nicht eine Erkrankung der Nase hinzukommt, nicht merklich niedriger als bei Normalen, aber auch nicht erhöht, wie neuerdings Th. Williams (zitiert bei Henning, S. 429) angibt.

[1]) Griesbach, H.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 74, S. 577 u. Bd. 75, S. 365. 1899.

[2]) Toulouse u. Vaschide: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 51, S. 381 u. 487. 1899.

[3]) Garbini: Arch. per l'antropol. Bd. 26, S. 239. 1896.

[4]) Di Mattei, E.: Arch. di psichiatria Bd. 22, S. 207. 1910.

[5]) Thompson, H. B.: Vergleichende Psychologie der Geschlechter. Würzburg 1905. Zitiert nach Henning, S. 416.

[6]) Balley, E. H. S. u. E. L. Nichols: Nature Bd. 35, S. 74. 1886/87. Ein Referat auch in Rev. scient. Bd. 39, S. 188. 1887.

[7]) Ottolenghi, S.: Arch. di psichiatria Bd. 9, S. 495. 1888.

[8]) Vaschide: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 137, S. 627. 1903.

[9]) Toulouse u. Vaschide: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 51, S. 785. 1899.

[10]) Grijns: Engelmanns Arch. f. Physiol. 1906, S. 271.

[11]) Ferrai: Riv. sperim. di freniatr., arch. ital. per le malatt. nerv. e ment. Bd. 25, S. 638. 1899.

b) Odorimetrie.

Vergleicht man die spezifischen Reizschwellen der verschiedenen Riechstoffe miteinander, so geben uns die Unterschiede derselben ein Maß für ihr Vermögen, unser Geruchsorgan zu erregen. Passy[1]) nannte diese Eigenschaft der Riechstoffe ihre „puissance ou pouvoir odorant", also ihre „Riechfähigkeit" oder „Riechkraft". Nun sind zwar in der oben dargelegten systematischen Weise an vielen Personen bisher nur wenige Riechstoffe untersucht worden, vielmehr wurden die allermeisten Vergleichsbestimmungen nur an Einzelpersonen ausgeführt und besitzen daher bloß individuellen Wert. Immerhin läßt sie doch eine Gesetzmäßigkeit erkennen, die gewiß nicht bloß ein zufälliger Befund ist. Sie besteht darin, daß die Riechkraft in homologen Reihen regelmäßigen Schwankungen unterliegt, indem gewöhnlich die Reizschwelle von den niedersten Gliedern der Reihe an zunächst stark absinkt, dann aber wieder ansteigt. So haben bei den einwertigen Alkoholen der Fettreihe die beiden niedersten Glieder (der Methyl- und Äthylalkohol) in ganz *reinem* Zustande keinen Geruch [Passy: l. c., Wallach[2])]. Vom Propylalkohol an nimmt die Geruchsschwelle zunächst stark ab, dann aber wieder zu, die höchsten Glieder der Reihe sind schließlich wieder geruchlos. In anderen Fällen kann man diese Kurve nur bruchstückweise verfolgen. So findet man bei den Homologen des Phenylsenföls nach v. Braun und Deutsch[3]) bloß das Absinken. Auf der anderen Seite zeigt die Reihe der normalen Fettsäuren zwei derartige Wellen, die mit der unten S. 276 zu besprechenden Änderung der Geruchsqualität einhergehen. Wie aus der Tabelle 2 nach Passy und

Tabelle 2. Spezifische Reizschwelle der Fettsäuren in 10^{-8} g/mol im Liter Luft.

	Passy	Backmann		Passy	Backmann
Ameisensäure . . .	82	45—52	Heptylsäure . . .	0,23	2,0—2,5
Essigsäure	12,5	8,0—8,3	Caprylsäure . . .	0,035	0,0002
Propionsäure . . .	0,07	0,7	Nonylsäure . . .	0 013	0,001—0,002
Buttersäure . . .	0,001	0,023	Caprinsäure . . .	0,03	0.045—0.053
Valeriansäure . . .	0,01	0,02	Laurinsäure . . .	0,005	0.002—0,0024
Capronsäure . . .	0,035	0,2	Myristinsäure . .	geruchlos	

Backmann (zitiert auf S. 266) hervorgeht, in der die Konzentrationen nach Backmann auf Gramm-Moleküle umgerechnet sind, sinkt die Reizschwelle zuerst sehr stark bis zur Butter- bzw. Valeriansäure[4]), steigt dann bis zur Önanthylsäure, sinkt darauf noch einmal bis zur Capryl- bzw. Nonylsäure und steigt zuletzt mit nochmaliger Schwankung wieder bis zur schließlichen Geruchslosigkeit. Daß diese Unterschiede in der Riechkraft nicht von der „Flüchtigkeit" der Stoffe herrühren, ist klar. Auch in einigen anderen Fällen ließ sich die Änderung der Riechkraft zur chemischen Konstitution in Beziehung setzen. So nimmt nach v. Braun die Riechkraft bei den höheren Phenylalkoholen und Phenylaldehyden mit der Entfernung der Hydroxyl- bzw. Aldehydgruppe vom Benzolkern ab. Weiteres darüber bei Henning (S. 166ff.) und G. Cohn[5]). In Tabelle 3 ist die spezifische Reizschwelle für einige Stoffe wiedergegeben. Ausgewählt sind solche, bei

[1]) Passy, J.: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 114, S. 786. 1892.
[2]) Wallach, O.: Bericht von Schimmel & Co., Miltitz b. Leipzig 1922, S. 167.
[3]) v. Braun u. Deutsch: Ber. d. dtsch. chem. Ges. Bd. 45, S. 2189. 1912.
[4]) Die Messungen von Mitsumoto mit Dampfdruck-Olfactometer, die auch mit der Methode von Passy nachkontrolliert wurden, haben allerdings für Propionsäure und Buttersäure viel höhere Durchschnittsschwellen ergeben, als Passy angibt (s. Tabelle 3). Der Schwellen*unterschied* blieb aber derselbe wie bei Passy. Nur die Essigsäure fiel aus der Reihe heraus.
[5]) Cohn, G.: Die Riechstoffe. 2. Aufl. (mit F. Richter). S. 23. Braunschweig: Vieweg 1924.

Tabelle 3.

Riechstoff	Spezif. Schwelle in Millionstel mg (10^{-9} g) in 1 cm³ Luft	Autor
Prim. Propylalkohol	5—10	Passy[1])
n-Butylalkohol	1	„
Isobutylalkohol	1	„
„	500	Zwaardemaker[2])
Isoamylalkohol	0,1	Passy[1])
Essigsäure	5	Passy[3])
„	0,37	Mitsumoto[4])
Propionsäure	0,05	Passy[3])
„	2,25—2,55	Mitsumoto[4])
n-Buttersäure	0,001	Passy[3])
„	0,017	Mitsumoto (Durchschnittswert)
Valeriansäure	0,01	Passy[3])
„	2,1	Zwaardemaker[2])
„	0,008	Henning
Äthyläther	1,0	Passy[5])
„	0,75	Henning
Eugenol	0,23	Tempelaar[6]), Ohma[7])
Eucalyptol	0,055	Tempelaar[6])
„	0,19	Ohma[7])
Heliotropin	0,1—0,05	Passy[5])
„	0,01	Henning
α-Jonon	0,0001	Zwaardemaker[2])
„	0,00005	Henning
Campher	5	Passy[5])
„	5—33,3	Mitsumoto[4])
„	0,016	Zwaardemaker[2])
„	0,06	Ohma[7])
Citral	0,5—0,1	Passy[5])
„	0,62	Tempelaar[6])
„	0,13	Ohma[7])
„	0,08	Henning
Mercaptan	0,0000435	Fischer u. Pentzoldt[8])
Moschus, künstl.	0,001	Zwaardemaker[2])
Naphthalin	4,1—4,4	Mitsumoto (Durchschnittswert)
Nitrobenzol	41,0	Zwaardemaker
„	6,4	Henning
Phenol	4,0	Zwaardemaker
„	1,2	Henning
Safrol	2,0	Tempelaar[6])
„	0,125	Ohma[7])
Skatol	0,00035	Hermanides[9])
Vanillin	0,005—0,0005	Passy[5])
„	0,00018	Tempelaar[6])

[1]) Passy, J.: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 114, S. 1140. 1892.

[2]) Zwaardemaker, H.: Tigerstedts Handb. d. physiol. Methodik Bd. 3, 1. Hälfte, S. 57. 1914.

[3]) Passy, J.: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 116, S. 1007. 1903.

[4]) Erscheint in der Zeitschr. f. Sinnesphysiol.

[5]) Passy, J.: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 114, S. 786. 1892.

[6]) Tempelaar, H. C.: Dissert. Utrecht 1913. Onderzoek. physiol. lab. Utrecht, 5. Reihe, Bd. 14, S. 220. 1914.

[7]) Ohma: Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 6, S. 569. 1922.

[8]) Fischer, E., u. Pentzoldt: Biol. Zentralbl. Bd. 6, S. 61. 1886. Liebigs Ann. d. Chem. Bd. 239, S. 131. 1887.

[9]) Hermanides: Dissert. Utrecht 1909 u. Onderzoek. physiol. lab. Utrecht, 5. Reihe, Bd. 10, S. 1. 1909.

denen entweder der Durchschnittswert bei mehreren Versuchspersonen angegeben werden konnte, ferner einige Vergleichswerte von verschiedenen Autoren und andere, die aus sonstigen Gründen interessant sind. Bei Zwaardemaker[1]), Hermanides[2]), Tempelaar[3]), Backmann[4]) und Henning[5]) findet man weitere Angaben. Die im einzelnen auseinandergehenden Zahlen bei verschiedenen Autoren sind nicht bloß der verschiedenen Methode zuzuschreiben [Tempelaar und Ohma[6]) z. B. haben beide dieselbe Methode angewandt], sondern weisen, besonders dann, wenn nur wenige oder gar nur eine Person untersucht wurde, auf individuelle Verschiedenheiten der Geruchsschwelle hin, auf die wir unten nochmals zu sprechen kommen[7]).

Die außerordentlich hohen Verdünnungen, in denen manche Riechstoffe, wie Jonon, Mercaptan, noch erregend wirken, hat seit jeher berechtigtes Erstaunen ausgelöst. Seit uns aber pharmakologische Mittel bekannt geworden sind, die in ähnlich hoher Verdünnung noch biologisch wirksam sind, ist unser Fall keine vereinzelte Erscheinung mehr.

c) Die Stärke des Geruchs.

Die Stärke des Geruchs nimmt im allgemeinen bei einem und demselben Riechstoff mit der Konzentration des an die Receptoren herangelangenden Dampfes zu, nach welchem Gesetz, ist allerdings nicht festgestellt. Direkt meßbar ist zunächst die Unterschiedsempfindlichkeit für Geruchsintensitäten mittels der Bestimmung der Unterschiedsschwelle. Toulouse und Vaschide[8]) bestimmten sie an verdünnten wässerigen Campherlösungen, die sie in Gläschen brachten, an denen sie abwechselnd rochen, Gamble[9]) mit Hilfe des Zwaardemakerschen Olfactometers. Hermanides (l. c.) führte seine Versuche an einem Zwaardemakerschen Doppelolfactometer aus. Auf der einen Seite bot er eine konstante Konzentration des Riechstoffes dar, an der anderen Nasenhälfte stellte er den eben merklichen Unterschied in der Riechstärke fest. Alle Autoren geben an, daß das Webersche Gesetz mit der Genauigkeit, die man hier überhaupt erwarten kann, auch für den Geruchssinn gelte, d. h. die als Intensitätszuwachs eben merkliche Konzentrationszunahme des Riechstoffes sei ein konstanter Bruchteil der Ausgangskonzentration. Allerdings sind die Werte der Unterschiedsschwelle für verschiedene Riechstoffe nach Hermanides ziemlich verschieden, sie schwanken bei ihm zwischen 24% bei 1 proz. Isoamylacetatlösung und 62% bei 1 promill. Skatollösung. Gamble fand in seinen Versuchen keine so großen Unterschiede bei den einzelnen Riechstoffen, sondern bloß solche zwischen einem Viertel und einem Drittel des Hauptreizes. Aber auch bei einem und demselben Riechstoff ist die Unterschiedsschwelle vermutlich nicht für alle Konzentrationen gleich groß. Sie ist überhaupt bloß in einem Intervall der Ausgangskonzentration von 1 : 4 untersucht worden, und selbst da war sie schon für niedrige Konzentrationen etwas kleiner als für die höheren. Es wird also

[1]) Zwaardemaker, H.: Tigerstedts Handb. d. physiol. Method., S. 57.

[2]) Hermanides, J.: Onderzoek. physiol. labor. Utrecht, 5. Reihe, Bd. 10, S. 1. 1909. Auch Dissert. Utrecht 1909.

[3]) Tempelaar, H. C. G.: Over den invloed van licht op reukstoffen. Dissert. Utrecht 1913. Auch: Onderzoek. physiol. labor. Utrecht, 5. Reihe, Bd. 14, S. 220. 1913.

[4]) Backmann, E. L.: Upsala läkareför. förhandl. N. F. Bd. 22, S. 329 ff. 1917.

[5]) Henning, H.: Geruch, S. 411—412.

[6]) Ohma: Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 6, S. 567. 1922.

[7]) Einzelne ganz besonders große Differenzen müssen wohl auf irgendwelche Versuchsfehler oder auf verschiedene Reinheit der Präparate zurückgeführt werden.

[8]) Toulouse, E. u. N. Vaschide: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 51, S 640. 1899.

[9]) McGamble, E.: Americ. journ. of psychol. Bd. 10, S. 82. 1898.

wohl ähnlich wie beim Lichtsinn die nach dem Weberschen Gesetz zu erwartende Konstanz der Unterschiedsschwelle nur für ein kleines mittleres Gebiet annähernd gelten, nach oben und unten davon nicht mehr.

Wenn das Webersche Gesetz gültig wäre, ließe sich aus ihm nach dem Fechnerschen Ansatz auch die bekannte logarithmische Beziehung zwischen der Reizstärke, in unserem Falle der Dampfkonzentration, und der Empfindungsstärke ableiten. Tragen wir auf der Abszisse die Dampfkonzentration, auf den Ordinaten die Riechstärken auf, so würden wir für die Zunahme der Riechstärke mit der Konzentration eine logarithmische Kurve erhalten, welche die Abszisse bei der Schwellenkonzentration schneidet, dann anfangs steiler, später zunehmend langsamer ansteigt. Die Steilheit des Anstieges würde von einer bei den verschiedenen Riechstoffen verschiedenen Konstanten bestimmt werden. Diese Ableitung geht aber von der Annahme aus, daß der eben merkliche Empfindungszuwachs bei verschiedener Ausgangsstärke des Reizes und der Empfindung stets gleich groß ist, was für manche Sinnesgebiete sicher nicht stimmt und auch für den Geruchssinn nicht als erwiesen betrachtet werden kann. Dazu kommt noch, daß die Grundvoraussetzung, die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes, eben auch nicht feststeht. Es bleibt daher für die Intensitätskurve des Geruchs eigentlich bloß der allgemeine Charakter eines anfangs rascheren, später langsameren Anstiegs bis zu einem Maximum übrig, das Zwaardemaker (S. 192 ff.) die „Reizhöhe" nennt, und das bei Konzentrationen erreicht wird, bei denen die Unterschiedsschwelle so groß ist, daß sie technisch nicht mehr dargestellt werden kann. Freilich begegnet schon die ganz oberflächliche Konstatierung dieses Verhaltens durch den subjektiven Vergleich der Riechstärke verschieden hoher Konzentrationen der Schwierigkeit, daß sich der Geruch eines Stoffes mit zunehmender Konzentration auch *qualitativ* ändern kann[1]).

Mit dem eben beschriebenen anfangs raschen, später immer langsameren Ansteigen der Geruchsstärke bei zunehmender Dampfkonzentration hängt offenbar auch die unten S. 293 erwähnte Beobachtung von Mitsumoto zusammen, daß bei einer Herabsetzung der Reizschwelle für einen bestimmten Geruch die überschwelligen Reize nur bis zu einer sehr verwaschenen oberen Grenze, die etwa das 200—600fache der Schwellenkonzentration beträgt, mit abgeschwächt sind. Bei noch höheren Konzentrationen kann man eine Abschwächung des Geruchs nicht mehr merken, weil dann offenbar schon in beiden Fällen nahezu die Reizhöhe erreicht ist. Freilich erfolgt in diesen Versuchen der Vergleich der Riechstärke nur aus der Erinnerung, kann daher keine sehr genauen Resultate ergeben.

Nach Analogie mit den Versuchen von Gürber[2]) und Paul[3]) mit Geschmacksreizen (Süßstoffen) kann man ferner annehmen, daß der Anstieg der Intensitätskurve bei den verschiedenen Riechstoffen verschieden rasch erfolgt, so daß also die Riechstärke bei höheren Konzentrationen durchaus nicht den Unterschieden der Riechschwelle parallel gehen muß. Passy[4]) unterschied demgemäß bereits zwischen der schon besprochenen, durch die Reizschwelle charakterisierten Riech- oder Duftkraft der Stoffe und der Geruchsstärke. Letztere suchte er durch die Konzentration zu bestimmen, bei welcher der eine Riechstoff einen gleichzeitig einwirkenden anderen zu unterdrücken vermag. Dies geschieht je nach der Konzentration bei ganz verschiedenen Verhältnissen.

[1]) Der Meinung von Henning (S. 186), daß schon die einfache Verstärkung des Geruchs ohne Änderung seines Charakters eine Qualitätsänderung ist, kann ich mich nicht anschließen. Hier liegen andere Verhältnisse vor als bei den Farben.

[2]) Gürber, A.: Sitzungsber. d. Ges. z. Förd. d. Naturwiss. Marburg Jg. 1918, S. 47.

[3]) Paul, Th.: Chemiker-Zeitung Jg. 45, S. 705. 1921; Zeitschr. f. Untersuch. d. Nahrungs- u. Genußmittel Bd. 43, S. 145. 1922.

[4]) Passy, J.: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 114, S. 786. 1892. Die Polemik von Henning (S. 183) gegen Passy beruht auf mißverständlicher Auffassung des Nernstschen Verteilungssatzes.

So vermag bei gleicher niedriger Konzentration der Vanillingeruch den Citralgeruch zu verdrängen, während dies in höheren Konzentrationen erst der Fall ist, wenn die Vanillinlösung bis zu 100 mal konzentrierter ist als die Citrallösung. Allerdings vergleicht man in diesen Versuchen nicht die eigentliche Intensität der Geruchsempfindung, sondern eine andere Eigenschaft derselben, die man mit E. Hering und G. E. Müller als ihre *Eindringlichkeit* bezeichnen kann, nämlich ihr Vermögen, sich dem Bewußtsein aufzudrängen, das man bei Gestänken Penetranz nennt[1]).

Außer von der Dampfkonzentration und der Erregbarkeit des Geruchsorgans hängt die Riechstärke offenbar auch von der Zahl der gereizten Rezeptionsapparate ab. Das geht — abgesehen von der Analogie mit dem Geschmackssinn — mit großer Wahrscheinlichkeit auch aus der besonders von Henning (S. 263 ff.) betonten Tatsache hervor, daß beim Riechen mit *einem* Nasenloch — sog. *monorhinem* Riechen — der Geruch viel weniger lebhaft ist als beim Riechen mit beiden Nasenhälften gleichzeitig, dem *dirhinen* Riechen. Der größeren Lebhaftigkeit des dirhinen Geruchs soll nach Henning auch eine niedrigere Reizschwelle entsprechen, was allerdings von Tempelaar[2]) nicht bestätigt wurde.

d) Erhöhung und Herabsetzung der Riechschärfe (Hyper-, Hypo- und Anosmien).

Die Empfindlichkeit für Gerüche kann durch Gifte gesteigert werden, es tritt eine „toxische *Hyperosmie*" auf. Fröhlich[3]) erhielt eine solche nach lokaler Vergiftung (durch Einschnupfen) sowie nach allgemeiner Vergiftung mit Strychnin. Die (durch den eben noch zum Riechen hinreichenden Abstand des Riechfläschchens gemessene) Reizschwelle wurde im ersteren Falle auf das Dreifache, im letzteren auf das Doppelte erniedrigt. Eine anfängliche, bald vorübergehende Erhöhung der Riechschärfe fand ferner Zwaardemaker (Geruch, S. 148 ff.) nach dem Einblasen von Cocainpulver in die Nase. Dieser Einfluß des Giftes beruht wohl nicht auf einer Einwirkung desselben auf die Schleimhaut, sondern dürfte zentral bedingt sein, denn Ponzo[4]) fand dieselbe Erscheinung nach einseitigem Einblasen von Stovain auch auf der anderen Seite, sowie nach subcutaner Injektion des Giftes. Nach Zwaardemaker (Geruch, S. 145) kann eine Hyperosmie auch dadurch entstehen, daß infolge eines abnormen Kammes oder einer Leiste am Nasenboden die bogenförmige Luftströmung beim Einatmen höher hinaufsteigt als bei normalen Verhältnissen (sog. Hyperosmia respiratoria). Angeblich sollen auch Personen mit weiten Nasenlöchern und stark vorstehender Nase besser riechen als Personen mit enger und kleiner Nase. Das, was man in pathologischen Fällen als Hyperosmie bezeichnet, ist vielfach nur eine krankhaft erhöhte psychische Empfänglichkeit für Gerüche, bezieht sich also nicht auf eine Erniedrigung der Reizschwelle, sondern auf den stärkeren psychischen Eindruck des Geruchs. Eine echte Hyperosmie (Erniedrigung der Reizschwelle) fanden Toulouse und Vaschide[5]) in der Aura vor dem epileptischen Anfall. In der anfallsfreien Zeit fanden dieselben Autoren[6]) umgekehrt eine Erhöhung

[1]) Vgl. dazu Gamble: l. c. S. 93 und Zwaardemaker: Journ. de psychol. Jahrg. 21, S. 795 ff. 1924.

[2]) Tempelaar, G. G.: Over den invloed van licht op reukstoffen. Dissert. Utrecht 1913; u. Onderzoek. physiol. lab. Utrecht, 5. Reihe, Bd. 14, S. 220.

[3]) Fröhlich, R.: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Kl. Bd. 6, S. 322. 1851.

[4]) Ponzo, M.: Arch. f. d. ges. Psychol. Bd. 14, S. 427. 1909.

[5]) Toulouse u. Vaschide: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 51, S. 742. 1899.

[6]) Toulouse u. Vaschide: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 51, S. 638. 1899.

der spezifischen Reizschwelle für das Erkennen des Geruchs, dagegen keine Änderung der bloßen Empfindungsschwelle.

Die Herabsetzung der Riechschärfe — *Hyposmie* — kann erzeugt werden durch örtliche Applikation von Morphin oder durch Allgemeinvergiftung mit Atropin und Daturin. In diesen Fällen wird sie aber nach Fröhlich indirekt durch Austrocknung der Schleimhaut hervorgerufen. Als direkte toxische Wirkung ist dagegen die der Hyperosmie nachfolgende völlige Vernichtung des Geruchs — *Anosmie* — nach Cocaineinwirkung zu betrachten. Tabakrauchen soll die Empfindlichkeit des Geruchsorgans ebenfalls herabsetzen. Doch sind die diesbezüglich von Griesbach untersuchten Personen zu gering an Zahl. Jedenfalls gibt es auch unter starken Rauchern solche mit hoher Riechschärfe [v. d. Hoeven-Leonhard[1]), S. 215 Anm., und eigene Beobachtung].

Hyposmie bis Anosmie kann ferner hervorgerufen werden durch Abnormitäten des Nasenbaues, die besonders eingehend von Zwaardemaker (Geruch, S. 138ff.) behandelt werden. Man kann sie, soweit sie den unteren Nasengang betreffen, außer durch die rhinoskopische Untersuchung auch aus dem Verhalten der Atemflecke erkennen. Verstärkt wird die Abstumpfung des Geruchs in diesen Fällen durch Schwellungen der Schleimhaut, die bis zur völligen Verlegung der Riechspalte führen können. Zwaardemaker hat alle diese durch Absperrung der Atmungsluft von der Riechspalte hervorgerufenen Geruchsverluste als Anosmia respiratoria bezeichnet. Kann speziell die Ausatmungsluft nicht in die Riechspalte eindringen, so nennt er den dadurch entstehenden Geruchsverlust Anosmia gustatoria. Davon unterschied er die Anosmia essentialis, die auf einer Schädigung der Riechschleimhaut selbst beruht, und eine Anosmia intracrania bei Zerreißungen oder Schädigung der Fila olfactoria oder der Riechzentren im Gehirn, was von Körner auch als Anosmia centralis bezeichnet wurde. Literatur über die letztere bei Körner[2]) (S. 635ff.) und bei Henning (S. 329). Weiteres im folgenden Artikel von Zarniko in diesem Handbuch.

Abgesehen von dieser für praktische Zwecke getroffenen ätiologischen Einteilung kann man die Hypo- und Anosmien ferner einteilen in allgemeine und partielle. Die ersteren sind die weitaus häufigeren, bei völliger Leitungsunterbrechung oder Zerstörung des Riechapparates auch allein denkbaren. Es gibt aber unzweifelhaft auch einen teilweisen Geruchsausfall. Aus älterer Zeit liegt darüber allerdings nur eine Bemerkung von Cloquet[3]) vor über eine Person, für die Vanille geruchlos war, und eine andere, die nur faulen Kohl und Dünger roch. Erst Rollett[4]) erbrachte unfreiwillig an sich selbst den sicheren Beweis dafür, daß einzelne Gerüche isoliert von den anderen *vollkommen* fehlen können. Beim Gurgeln mit einer alkoholischen Lösung von Gymnemasäure spritzte er sich vermutlich etwas Alkohol auf die Riechschleimhaut und verlor nun vorübergehend seinen Geruch zunächst vollständig. Nach einigen Tagen kehrte zuerst der Geruch von Kreosot, etwas später der des Guajacols und der Teergeruch wieder, während gleichzeitig noch völlige Anosmie für Stoffe mit so hoher Riechkraft wie Mercaptan, Skatol u. a. vorhanden war. Noch später tauchte der Geruch der Capronsäure und von Hammeltalg auf, nachher der von Skatol und Mercaptan, ferner Wachs, Nelkenöl, Vanille, während zu dieser Zeit der Moschusgeruch noch vollkommen fehlte. Dieser kehrte zusammen mit dem Geruch von Opium ganz zuletzt zurück. Gleichzeitig waren diese Gerüche

[1]) Hoeven Leonhard, J. van der: Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 42, S. 210. 1908.
[2]) Körner, O.: Störungen der Geruchsempfindung usw. Heymanns Handb. d. Laryngologie Bd. 3, S. 634. 1900.
[3]) Cloquet, H.: Osphresiologie usw. Aus dem Französ. übersetzt. Weimar 1824.
[4]) Rollett, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 74, S. 383. 1899.

anfangs außerordentlich abgeschwächt, und noch nach einem halben Jahre lag die Reizschwelle für Kautschuk am Zwaardemakerschen Olfactometer bei 5 cm.

Fälle dieser Art mit *völligem* Ausfall des Geruchs eines oder einiger Riechstoffe sind selten. Der Rollettschen ähnliche Selbstbeobachtungen beschrieben nur noch ich[1]) und Stefanini[2]) als Folge von Influenza. Dagegen würden Fälle von bloßer Hyposmie für einzelne Gerüche bei normaler Empfindlichkeit für andere bei genauerer Untersuchung gewiß öfter beobachtet werden. So berichtet Zwaardemaker (Geruch, S. 259) von einem Tabiker, der am Olfactometer für alle sonstigen Gerüche, auf die er untersucht wurde, normale Riechschärfe besaß, während er Benzoeharz, dessen Erkennungsschwelle normalerweise bei 10 mm liegt, auch bei einer Zylinderlänge von 10 cm kaum wahrnahm. Eine besonders genaue Untersuchung nahm van der Hoeven Leonhard[3]) vor, der an sich selbst eine hochgradige Herabsetzung der Empfindlichkeit für Cadaverin, Naphthalin und Borneol, eine etwas geringere für Pyridin und Citral feststellte, während die Empfindlichkeit beispielsweise für Safrol, Nitrobenzol und besonders für Skatol gegenüber den normalen Vergleichspersonen sogar um ein Mehrfaches erhöht war. Ganz analoge, wenn auch lange nicht so weitgehende Unterschiede finden sich, wie aus der von van der Hoeven Leonhard (l. c. S. 221) gegebenen Tabelle für Zwaardemaker, Noyons und Prof. K. hervorgeht, auch bei Personen mit sonst normalem Geruchsvermögen. Sie sind wohl mit die Ursache für die auseinandergehenden Angaben der Autoren über die absolute Reizschwelle (s. oben S. 266).

Aus derartigen Beobachtungen zusammen mit dem Vorkommen isolierter Ermüdung für einzelne Gerüche hatten im Anschluß an Aronsohn schon Zwaardemaker und Rollett die Folgerung gezogen, daß die Endorgane und Nervenfasern des Riechapparates nicht alle gleichwertig sein können, sondern daß den verschiedenen Geruchsqualitäten auch verschiedene spezifische Energien im Aufnahmeapparat entsprechen müssen, ähnlich wie wir am Geschmacksorgan vier verschiedene Arten von Geschmacksnerven annehmen. Allerdings konnte man schwerlich für jede einzelne der zahlreichen Geruchsqualitäten auch ein besonderes Rezeptionsorgan annehmen. Zwaardemaker reduzierte daher die „spezifischen Energien" des Geruchsorgans auf einige wenige, welche seinen Geruchsklassen entsprechen. Er nahm weiterhin an, daß die Träger dieser spezifischen Energien in der Riechschleimhaut auch örtlich verschieden liegen und gelangte so zu einer Art Mosaik der Endapparate gleicher spezifischer Energie, indem auf dem Septum und der oberen Siebbeinmuschel die spezifischen Energien seiner 9 Geruchsklassen von vorne nach hinten in ungefähr vertikalen Streifen angeordnet seien und in jedem einzelnen dieser Streifen von unten nach oben mit allmählichen Übergängen die homologen Gerüche innerhalb einer Geruchsklasse.

3. Die Geruchsqualität.

a) Einteilung der Gerüche.

Weitere Aufschlüsse über die Vorgänge im Riechorgan waren durch das Studium der qualitativen Unterschiede der Gerüche zu erwarten. Hier wäre nun die erste Aufgabe die, in die unübersehbare Mannigfaltigkeit der Gerüche

[1]) Hofmann, F. B.: Münch. med. Wochenschr. 1918, S. 1369. Zeitschr. f. Biol. Bd. 73, S. 29. 1921.

[2]) Stefanini, A.: Arch. ital. di otol., rinol. e laringol. Bd. 33, S. 144. 1922. Arch. ital. de biol. Bd. 74, S. 8. 1924.

[3]) Hoeven Leonhard, J. van der: Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 42, S. 210. 1908.

Ordnung zu bringen. Dabei ist zu beachten, daß nicht alles, was der Laie als Geruch bezeichnet, auf Reizung des N. olfactorius zurückzuführen ist, sondern daß sich zu dieser Sensationen hinzufügen können, die von einer Reizung der Trigeminusendigungen in der Nase herrühren, wie z. B. Stechen, Kratzen, Wärme- und Kälteempfindung, ja daß auch Geschmacksempfindungen hinzukommen können. Alle diese Sensationen sind zu einem einheitlichen psychischen Gebilde, einer „Gestalt" (s. unten!) vereinigt, und es ist die Aufgabe der Analyse, die reine Geruchswahrnehmung aus dem Komplex herauszuheben. Dazu genügt manchmal das Hinlenken der Aufmerksamkeit auf den eigentlichen Geruch. So kann man sehr wohl das Stechen vom Geruch unterscheiden. In anderen Fällen ist diese Unterscheidung aber viel schwieriger. Am vollständigsten ist die Mitwirkung des Trigeminus ausgeschaltet nach isolierter Durchtrennung desselben (Exstirpation des Ganglion Gasseri). Nach F. Krause[1]) erweist sich der Geruch nach der Durchtrennung des Trigeminus auf der operierten Seite herabgesetzt, und zwar bezieht sich die Herabsetzung nicht etwa bloß auf den Wegfall der Nebenempfindungen bei Substanzen, welche die Schleimhaut stark reizen, sondern auch auf ganz reine Gerüche. Die Herabsetzung des Geruchs ist auch am Zwaardemakerschen Kautschukolfactometer nachgewiesen worden. Sie ist individuell verschieden groß, einmal war sie gar nicht nachweisbar. Krause meint, daß der Trigeminus doch irgendwie den Geruch unterstützen müsse, denn die Beeinträchtigung des Geruchs kann nicht etwa auf eine Herabsetzung der Befeuchtung der Schleimhaut (die nicht nachweisbar war) zurückgeführt werden. Henning (S. 266 ff.) hat eine ganze Reihe von weiteren Möglichkeiten aufgezählt, mit Hilfe deren eine Trennung der eigentlichen Geruchsempfindung von den übrigen Teilempfindungen des Gesamteindrucks versucht werden kann. E. v. Skramlik[2]) ist der Ansicht, daß man die Riechstoffe, die rein bloß den Olfactorius reizen, von denen, die andere Nerven mitreizen, dadurch unterscheiden kann, daß alle übrigen Empfindungen mit alleiniger Ausnahme des Geruchs irgendwie in der Nasenhöhle lokalisiert werden (s. unten S. 295).

E. v. Skramlik hat eine große Zahl von chemisch reinen Riechstoffen auf ihre Nebenwirkungen geprüft. Ich hebe daraus folgendes hervor. Salzige und bittere Geschmacksempfindungen werden durch das Einatmen von Riechstoffen nicht ausgelöst. Sauren Geschmack vermitteln von den Fettsäuren die Reihe von der Ameisen- bis zur Valeriansäure. Süßen Geschmack ergeben hauptsächlich die aliphatischen Halogenverbindungen (bekannt vom Chloroform), ferner Pentan, Hexan, Heptan, Benzol, Nitrobenzol, Schwefelkohlenstoff, manche Ester usw. Auf den Kältesinn wirken Campher, Borneol, Menthol, Eucalyptol, Safrol, Phenol u. a. Ferner bleibt bei manchen Estern die Kältekomponente des Alkohols bestehen (Beispiele: Essigsäuremethylester, Essigsäurebornylester). Wärmeempfindung wird hauptsächlich von den niederen Alkoholen ausgelöst: Methyl-, Äthyl-, Propyl-, Isobutyl-, Amyl-, Capryl-, Allylalkohol. Stich-Schmerzempfindungen lösen sehr viele Riechstoffe aus, z. B. Chlor, Brom, Jod, Toluol, Xylol, von den Fettsäuren die Ameisensäure bis zur Buttersäure, zahlreiche Aldehyde, die Benzoesäure, Brombenzol, Pyridin, Kollidin und viele andere. In vielen Fällen werden mehrere Nebenempfindungen gleichzeitig ausgelöst, sie sind aber von solcher Stärke und so verschiedenartig, daß die Analyse schwer fällt. So wirken Schwefelwasserstoff, Allylalkohol, Fenchon, die Mercaptane usw.

Der *Geschmack* der Riechstoffe wird nicht durch Reizung der Dissechen Epithelknospen der Riechschleimhaut hervorgerufen, wie Zwaardemaker[3]) vermutete, auch nicht durch Mitreizung der Geschmacksnerven in der Mundhöhle, sondern, wie zuerst Rollett[4]) angab, durch Reizung von Geschmacksknospen im Nasenrachenraum, deren Vorkommen allerdings sehr variiert. Siehe die Übersicht bei Henning in diesem Handbuch.

[1]) Krause, F.: Die Neuralgie des Trigeminus. Leipzig: F. C. W. Vogel 1896.
[2]) v. Skramlik, E.: Naturwissenschaften Jg. 12, S. 813. 1924. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 56, S. 69. 1924.
[3]) Zwaardemaker: Engelmanns Arch. f. Physiol. 1903, S. 120.
[4]) Rollett, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 74, S. 383. 1899.

Bleiben wir nun bei den eigentlichen Gerüchen, so ist die dem Laien einleuchtendste Einteilung die nach der Gefühlsbetonung, die A. v. Haller auch in die Wissenschaft einführte, in Wohlgerüche (Odores suaveolentes), Gestänke (Foetores) und dazwischenliegende, mehr indifferente Gerüche (Odores medii). Diese Einteilung scheidet zwar außer der Gefühlsbetonung auch noch gewisse ausgeprägte Qualitäten voneinander, ist aber nicht durchgreifend genug. Weiter geht die in den Grundzügen von Linné aufgestellte Einteilung in neun Geruchsklassen, die von Zwaardemaker[1]) in folgender Weise ausgebildet worden ist:

1. Klasse: Ätherische Gerüche, zu denen außer den Gerüchen vieler Äther, Aldehyde, Ketone noch die Fruchtäther (Typus: Isoamylacetat) und der Geruch des Bienenwachses gehören.

2. Klasse: Aromatische Gerüche mit den Untergruppen der Camphergerüche (Vertreter: Campher, Eucalyptol), der Gewürzgerüche (z. B. Eugenol), der Bittermandelgerüche (Benzaldehyd usw.) und der Citralgerüche.

3. Klasse: Balsamische Gerüche. Darunter Blumengerüche wie Geraniol, Terpineol; Liliengerüche (darunter auch Jonon) und Vanillegerüche (Typus: Vanillin).

4. Klasse: Amber-Moschusgerüche.

5. Klasse: Allyl-Kakodylgerüche (Mercaptan, Äthylsulfid, Brom).

6. Klasse: Brenzliche Gerüche, unter ihnen gebrannter Kaffee, Benzol, Phenol, Naphthalin, Amylalkohol.

7. Klasse: Caprylgerüche (Capronsäure, Vaginalsekret, Sperma usw.).

8. Klasse: Widerliche Gerüche mit den Unterarten der narkotischen Gerüche (Solaneen) und dem Wanzengeruch. Von chemisch reinen Substanzen gehören hierher Pyridin, Chinolin.

9. Klasse: Ekelhafte Gerüche: Aas- und Leichengeruch, Faeces; von reinen Substanzen Indol, Skatol.

Zwischen den einzelnen Klassen nimmt Zwaardemaker Übergänge an, also keine ganz scharfe Scheidung.

Zwaardemakers Einteilung basiert zum Teil auf dem subjektiven Vergleich der Ähnlichkeit der Gerüche, zum Teil auf Ermüdungsversuchen, über die wir später berichten. Sie gibt eine vorläufige Übersicht, an der in mancher Beziehung noch Änderungen anzubringen sein werden (vgl. die freilich stark subjektive Kritik bei Henning, S. 359ff.), die aber als Orientierung doch sehr brauchbar ist.

Rein auf der Vergleichung der Ähnlichkeit der Gerüche fußt die Einteilung von Henning (S. 363ff.), der seine Versuchspersonen an einer sehr großen Zahl von Riechstoffen — teils chemisch reinen Substanzen, teils Gemischen — im unwissentlichen Versuch riechen ließ und sie veranlaßte, die Stoffe nach der Ähnlichkeit des Geruchs zu ordnen, wobei von allen Nebeneindrücken, von Assoziationen, ja auch von der Nomenklatur abgesehen wurde. Aus der Zusammenstellung dieser Reihen glaubt nun Henning sechs Grundgerüche ableiten zu können, die er mit folgenden Namen bezeichnet: 1. Würzig oder gewürzhaft, Repräsentant etwa Pfeffer, Ingwer. 2. Blumig oder duftend, Repräsentant Jasminöl. 3. Fruchtig, Repräsentant Apfeläther. 4. Harzig oder balsamisch, Repräsentant Duft von Räucherharz. 5. Faulig, Repräsentant Schwefelkohlenstoff. 6. Brenzlig, Repräsentant Teergeruch. Die zwischen diesen Haupt- oder

[1]) Zwaardemaker: Geruch, S. 216ff. Ferner: Tigerstedts Handb. d. physiol. Methodik Bd. III, 1. Hälfte, S. 50ff. Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 6, S. 336. 1922. Vgl. auch Ohma: Ebenda S. 567.

Grundgerüchen liegenden Gerüche lassen sich nun als Übergangsgerüche in Reihen von zunehmender bzw. abnehmender Ähnlichkeit ordnen. Wendet man die für die Darstellung des Gesamtsystems der Farben von Hering, Ostwald u. a. eingeführte Veranschaulichung auch auf die Gerüche an, so würde sich daraus ein „Geruchskörper" ergeben, der die Gesamtheit aller Gerüche enthält. Um den Charakter der Grundgerüche als Punkte der Änderung der Ähnlichkeitsrichtung zu charakterisieren, stellte Henning den Geruchskörper als dreieckiges Prisma dar, wie es in Abb. 53 wiedergegeben ist, an dessen Ecken die Grundgerüche liegen. Als Beispiel für Übergangsgerüche habe ich an den Längsseiten der Vorderfläche einige der Henningschen Reihen angeschrieben. In die Mitte der Vorderfläche setzt Henning als Schnittpunkt der beiden Diagonalen, also als den vier Grundgerüchen dieser Seite (blumig, fruchtig, würzig, harzig) in gleicher Weise ähnelnd, den Geruch des Thujons. Die *einfachen* Gerüche verlaufen nach Henning nur auf der Oberfläche des Geruchsprismas, vom Thujon zu den brenzligen Gerüchen gibt es also nach ihm keine direkten *einfachen* Übergangsgerüche. Im Innern des Prismas befinden sich aber die Mischgerüche, und hier sind natürlich alle denkbaren Übergänge möglich.

Der Versuch, die Gerüche nach ihrer Ähnlichkeit in Reihen einzuordnen, ist an sich zweifellos ein richtiger. Dagegen ist es mir durchaus zweifelhaft, ob Henning nun wirklich die Grundgerüche alle richtig herausgeholt hat, ja ob man überhaupt von Grundgerüchen sprechen kann und man sich nicht vielmehr auf eine Zusammengruppierung ähnlicher Gerüche beschränken muß, wie dies in der Einteilung von Zwaardemaker geschehen ist (wobei Verbesserungen in Einzelheiten vorbehalten bleiben). Sodann ist es durchaus nicht sicher, daß das System der Gerüche, wie Henning meint, ein allseitig geschlossenes Kontinuum bildet[1]). Der Einwand von Wallach[2]), daß Hennings Grundgerüche durch keine chemisch einheitlichen Substanzen charakterisiert werden, betrifft nur einen sozusagen technischen Mangel, wegen der Unsicherheit der Reproduktion des Reizes. Entscheidend für oder gegen Hennings Einteilung sind natürlich nicht solche Überlegungen, sondern die experimentelle Prüfung. Eine solche hat Dimmick[3]) vorgenommen, indem er sich auf den Standpunkt von Henning stellte und eine Anzahl von Riechstoffen (75) in diesem Schema unterzubringen suchte. In vielen Fällen stimmte das Ergebnis mit Hennings System überein. Wenn sich in anderen Fällen Widersprüche gegen Henning ergaben, so würden diese immerhin nur zu einer Detailänderung seiner Angaben Veranlassung geben. Nun kannten aber die Versuchspersonen die Bezeichnungsweise von Henning und hatten die Gerüche bloß danach einzureihen. Wichtiger sind die Versuche von Macdonald[4]), der so wie Henning die Gerüche im unwissentlichen Versuch bloß nach ihrer Ähnlichkeit einreihen ließ. Er fand, wenn er sein Ergebnis mittels der Methoden

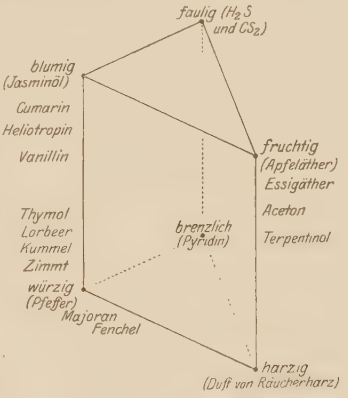


Abb. 53. Geruchskörper nach Henning.

[1]) Vgl. dazu und zur Kritik des ganzen Verfahrens J. v. Kries: Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 56, S. 281. 1925.

[2]) Wallach, O.: Bericht von Schimmel & Co., Miltitz b. Leipzig 1922, S. 167.

[3]) Dimmick, F. L.: Americ. journ. of psychol. Bd. 33, S. 423. 1922.

[4]) Macdonald, M. K.: Americ. journ. of psychol. Bd. 33, S. 535. 1922.

der Korrelationsrechnung mit dem von Henning verglich, eine Übereinstimmung von bloß 30—40% und weist auf mannigfache Unzulänglichkeiten der Henning-schen Einteilung hin, welche er vor allem in der unscharfen Definition der Grundgerüche erblickt. Noch weiter geht Herrmann[1]), der aus seinen Experimenten schließt, Hennings sechs Grundgerüche seien überhaupt keine olfactorischen Grundempfindungen, sondern beruhten nur auf assoziativen Momenten des praktischen Lebens, und die Aussagen über vermeintliche olfactorische Grundempfindungen seien überwiegend durch charakteristische, nichtolfactorische Teilqualitäten des geruchlichen Gesamterlebens bedingt.

Den Nebenempfindungen schreibt auch v. Skramlik[2]) eine große Bedeutung für den Geruch zu. Nach seiner Meinung gibt es wohl nur eine verhältnismäßig geringe Zahl, annähernd vielleicht 50 Grundqualitäten des Geruchs, deren jede einem „reinen Geruch" ohne Beimengung von Nebenqualitäten anderer Sinne entspricht. Als reine Gerüche spricht er, wie oben S. 271 schon bemerkt wurde, solche an, die nicht lokalisiert werden können, wobei allerdings nicht sicher zu entscheiden ist, ob nicht auch mit diesen Gerüchen äußerst geringe Nebenwirkungen auf andere Nerven verbunden sind. Rein in diesem Sinne sind nach v. Skramlik u. a. die Gerüche folgender Stoffe:

Tabelle 4.

Beispiele reiner Riechstoffe nach v. Skramlik.

Von aliphatischen Kohlenwasserstoffen:	Myrcen.
„ alicyclischen „	Limonen, Pinen, Caryophyllen.
„ aliphatischen Alkoholen:	Decylalkohol, Citronellol, Geraniol, Linalool.
„ alicyclischen „	Terpineol.
„ aromatischen „	Benzylalkohol, Carvacrol, Thymol.
„ aliphatischen Aldehyden:	Citral.
„ alicyclischen Ketonen:	β-Jonon, Carvon, Thujon.
„ aliphatischen Säuren:	Die Valerian- bis Caprinsäure.
„ Estern:	Essigsäureoctylester, Caprinsäureäthylester, Essigsäure- bis Buttersäurebenzylester usw.
„ Lactonen:	Cumarin und Homologe.
„ aromatischen Äthern:	Anethol, Guajacol, Kreosol, Eugenol, Isoeugenol, Vanillin, Heliotropin.
„ „ N-Verbindungen:	Toluol- und Xylolmoschus.
„ heterocyclischen „	Indol, Skatol.

E. v. Skramlik ist der Ansicht, daß den reinen Gerüchen ebenso viele Grundempfindungen (Prinzipalempfindungen) des Geruchssinnes entsprechen. Die ungeheure Mannigfaltigkeit der übrigen Gerüche erklärt er aus dem Zusammenwirken reiner Gerüche mit den übrigen Sinneseindrücken. Dem steht aber folgendes Bedenken entgegen. Wenn nur die von v. Skramlik angegebenen Gerüche (und vielleicht noch einige wenige mehr) elementare Grundgerüche sind, so müßte bei den übrigen Gerüchen beim Wegfall der nichtgeruchlichen Nebenkomponenten auch immer einer dieser Grundgerüche zum Vorschein kommen. Es müßte also z. B. nach der Durchtrennung des Trigeminus sich der Geruch dieser Stoffe in einen der Grundgerüche verwandeln. Davon hat aber F. Krause nichts bemerkt. Er fand bloß Abschwächung des Geruchs, nicht aber eine Veränderung seines eigentlichen Geruchscharakters. Ja bei einer Person war nicht einmal die Abschwächung des Geruchs vorhanden. Die grundstürzende Umwandlung des Geruchs, die man nach der Hypothese von v. Skramlik erwarten müßte, fehlt

[1]) Herrmann, G. K. J.: Gesamterlebnisse bei Gerüchen. Dissert. Leipzig 1922. Jahrb. d. philosoph. Fakult. zu Leipzig f. 1922, Bd. I, S. 12.

[2]) v. Skramlik, E.: Naturwissenschaften Jg. 12, S. 813. 1924. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 56, S. 69. 1924.

also jedenfalls. Demzufolge müssen auch die anderen Stoffe, welche mit Nebenempfindungen verbunden sind, ihren eigenen spezifischen Geruch haben, der von dem der „reinen" Gerüche verschieden ist, und eine Reduktion der Mannigfaltigkeit der Gerüche selbst auf bloß 50 Grundgerüche ist daher nicht durchführbar.

Eine der Zwaardemakerschen und Henningschen Einteilung nahekommende Klassifikation der Gerüche versuchte schließlich Heyninx[1]) auf Grund des Absorptionsvermögens der Riechstoffe für ultraviolettes Licht. Er unterscheidet 7 Klassen von Gerüchen, den scharfen (l'âcre), den fauligen (le pourri), den stinkenden (le fétide), den brenzligen (le brûlé), den würzigen (l'épicé), den Vanillegeruch (le vanillé) und den ätherischen Geruch (l'étheré). Die Riechstoffe vom scharfen bis zum ätherischen absorbieren das ultraviolette Licht innerhalb der in Tabelle 5 angegebenen Breite. Für die von Heyninx angeführten Riechstoffe, von denen einige in der Tabelle mit angeschrieben sind, stimmt das Schema mit den Absorptionsverhältnissen so ziemlich überein, für andere aber nicht. Über weitere, noch weniger ergiebige Versuche, die Riechstoffe nach ihren physikalischen Eigenschaften einzuteilen, vergleiche man Zwaardemaker[2]).

Tabelle 5.

Einteilung der Gerüche nach Hayninx.

Klasse	Adsorptionsbereich in μ	Natürliche Gerüche	Reine Substanzen
Ätherisch . .	0,200—0,220	Wein, Ananas	Methylsalicylat
Vanille . . .	0,220—0,240	Rosen, Vanille	Geraniol
Würzig . . .	0,240—0,260	Anis	Menthol, Anethol
Brenzlig . .	0,260—0,280	Kaffee, Tabak, Phenol-Gerüche	Benzol, Phenol
Stinkend . .	0,280—0,300	Knoblauch, Wanzen	Brenzcatechin
Faulig . . .	0,300—0,330	Faule Fische, faule Eier	Trimethylamin, CS_2
Scharf . . .	0,330—0,350		Brom, Chlor, Acrolein

b) Geruch und chemische Konstitution.

Zahlreich sind die Versuche, die verschiedenen Geruchsqualitäten zur Konstitution der Riechstoffe in Beziehung zu setzen. Dabei ist aber folgendes Grundsätzliche zu beachten. Nach dem Prinzip des psychophysischen Parallelismus müssen den Geruchsempfindungen als Bewußtseinserscheinungen physische Prozesse im Gehirn entsprechen, welche die charakteristischen Unterschiede, aber auch die Ähnlichkeiten der Gerüche widerspiegeln. Diese Prozesse werden indessen erst mittelbar durch die Vorgänge im peripheren Empfangsapparat ausgelöst, und beim Vergleich von Konstitution des Riechstoffes und Geruchsempfindung vergleichen wir daher den äußeren Reiz mit seinem letzten zentralsten Erfolg. Ehe es aber zu diesem kommt, muß eine ganze Kette von Vorbedingungen erfüllt sein, die zum Teil physikalischer Natur sind. Der Riechstoff muß in genügender Menge flüchtig sein (wobei die Flüchtigkeit eben nur eine Vorbedingung für die Riechfähigkeit ist, sie aber noch nicht verbürgt), er muß ferner spurenweise in Wasser löslich sein, um bis zum Riechepithel vordringen zu können, und er muß endlich, um in dieses selbst eindringen zu können, lipoidlöslich sein. Erst nachdem er ins Riechepithel eingedrungen ist, schließen sich die chemischen Reaktionen mit den Bestandteilen der lebenden Zelle an, über die wir unten weitere speziellere Ansichten anführen werden. Hier kommt es uns zunächst auf die allgemeinsten Gesichtspunkte an, und da stehen wir nun vor genau demselben Problem wie bei der Einwirkung chemischer Substanzen — Pharmaka, Gifte — auf die lebende Substanz überhaupt. Wir werden daher gut tun, diese Analogie für unsere weiteren Überlegungen zu verwerten und insbesondere die Grundprinzipien als für beide Fälle gleichartig geltend anzunehmen. Ein solches

[1]) Heyninx, A.: Essai d'olfactique physiologique. Thèse de Bruxelles 1919.
[2]) Zwaardemaker, H.: Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmethoden S. 456ff.

Grundprinzip, das sich in der Pharmakologie bewährt hat, ist der organ- bzw. zellspezifische Charakter gewisser Stoffe, die Organo- bzw. Cytotropie. Ein zweiter sehr wesentlicher Gesichtspunkt, der freilich in der Pharmakologie wenig betont wird, ist der, daß die Reaktion des einwirkenden Stoffes mit den Bestandteilen der lebenden Zelle auch nur als sozusagen vorläufiger Vorgang zu betrachten ist, daß es vielmehr im Kern auf die daraus sich ergebende Modifikation des Ablaufs der Lebensvorgänge in der Zelle ankommt, d. h. wenn wir deren Wesen im Stoffwechsel erblicken, in einem Eingreifen in den stationären Fluß des Stoffwechsels. Dazu kommt nun als spezifische Besonderheit des Riechorgans, daß diese Stoffwechseländerung nicht auf den Reizort beschränkt bleibt, sondern sich als Erregungsvorgang in den Nervenfasern fortpflanzt, und daß im Gehirn die Erregungsvorgänge der verschiedenen Nervenfasern miteinander in Wechselbeziehung treten. Erst das Ergebnis dieser Wechselwirkung ist der psychophysische Prozeß, der der Geruchsempfindung zugrunde liegt.

Es ist nach dem Gesagten klar, daß man aus den Eigenschaften der Riechstoffe allein ihre Wirkung nicht ableiten kann, sondern daß erst die Art ihrer Reaktion mit der spezifischen Eigenart der Empfangsapparate in der Riechschleimhaut und das gegenseitige Zusammenwirken der Erregungen im Gehirn das volle Verständnis der Riechvorgänge ergeben würde. Immerhin kann man die Frage aufwerfen, ob sich nicht doch gewisse Beziehungen zwischen der chemischen Konstitution der Riechstoffe und der psychophysischen Qualitätenreihe auffinden lassen, wenn wir uns dabei nur immer vor Augen halten, daß wir wegen der Zwischenschaltung eines ganz komplizierten Zwischenmechanismus vollständige Korrespondenz nicht erwarten dürfen. In der Tat hat man eine solche trotz aller Bemühungen bisher nicht gefunden.

Zu den Riechstoffen gehören zunächst die Halogene Chlor, Brom und Jod. Der „Geruch der Metalle" ist sicherlich ein solcher ihrer Verbindungen. Unter den anorganischen Verbindungen gibt es zwar ebenfalls einige riechende Substanzen wie Ammoniak, Schwefeldioxyd u. a. Reiner Arsenwasserstoff soll nach Thoms und Hess[1]) geruchlos sein, reiner Schwefelkohlenstoff nach Heller[2]) angenehm ätherisch riechen.

Außerordentlich reich an Riechstoffen ist das Gebiet der organischen Chemie. Hier hat man auch in der Tat gewisse Zusammenhänge zwischen Konstitution und Geruch nachweisen können. Als gut begründet kann zunächst die Regel von Haycraft[3]) gelten, daß in homologen Reihen sich die Geruchsqualität *allmählich* ändert. So steht es mit den Alkoholen der Paraffinreihe, den Fettsäuren, der Benzolreihe usw., insoweit es sich nicht um durchgreifende Änderungen der inneren Bindung bei Isomeren handelt. Speziell in der Fettsäurereihe findet man von der Ameisensäure über die Essigsäure dann allmählich abnehmend bis zur Valeriansäure eine gemeinsame „säuerliche" Komponente, zu der von der Proprionsäure an eine andere zunehmend deutlicher hinzukommt, während der „Essiggeruch" gleichzeitig immer mehr schwindet (Zwaardemaker, S. 239). Ferner hat zuerst Zwaardemaker (Geruch, S. 247 ff.) darauf hingewiesen, daß die Riechfähigkeit organischer Substanzen an die Anwesenheit gewisser Atomgruppen gebunden ist, die er Odoriphore, Rupe und Majewski[4]) *Osmophore* nannte. Zu ihnen gehören die Hydroxyl-, Aldehyd-, Ester-, Keto-, Nitro-, Nitrilgruppe und viele andere. Erzeugen sie, wie z. B. die Nitrilgruppe,

[1]) Thoms u. Hess: Ber. d. dtsch. pharmakol. Ges. Bd. 30, S. 488. 1920.
[2]) Heller, H.: Dtsch. Parfüm.-Zeitung Bd. 7, S. 123. 1921.
[3]) Haycraft, J. B.: Brain Bd. 11, S. 1661. 1888.
[4]) v. Majewski, K.: Beitrag zur Kenntnis der Diazoimidobenzolderivate. Dissert. Basel 1898.

einen angenehmen Geruch, so nennt man sie auch Euosmophore. Die Mercaptan-, Isonitrilgruppe usw., die einen spezifisch unangenehmen Geruchscharakter ergeben, heißen Kakosmophore. Aber nicht alle Verbindungen, die eine solche Gruppe enthalten, sind riechend, und der Charakter des Geruchs wird keineswegs durch das Vorhandensein der Gruppe eindeutig bestimmt. Vielmehr können Verbindungen mit verschiedenen osmophoren Gruppen sehr ähnlich riechen, wie z. B. Nitrobenzol und Benzaldehyd. Damit ein Geruch entsteht, muß ferner im Molekül ein den Geruch ermöglichender Kern vorhanden sein, den Henning *Osmogen* nennt, und endlich ist nach Cohn, Henning u. a. auch die Art der Bindung der osmophoren Gruppen an den osmogenen Kern von Bedeutung (z. B. die Bindung 1, 3, 4 am Benzolkern, sog. Cohnsche Regel).

Nach Haycraft kommen in den Riechstoffen nur bestimmte Elemente vor, und zwar jeweils das zweite, vierte und sechste Glied der fünften, sechsten und siebenten Gruppe des periodischen Systems. Henning fügte noch die ersten Glieder dieser Gruppen, ferner Wismut und aus der vierten Gruppe Kohlenstoff und Silicium hinzu, und stellte somit folgende Tabelle der geruchgebenden (nicht der „riechenden") Elemente auf:

Tabelle 6. Die geruchgebenden Elemente (nach Haycraft, ergänzt von Henning).

4. Gruppe	5. Gruppe	6. Gruppe	7. Gruppe
Kohlenstoff	Stickstoff	Sauerstoff	Fluor
Silicium	Phosphor	Schwefel	Chlor
	—		—
	Arsen	Selen	Brom
	—	—	—
	Antimon	Tellur	Jod
	—		
	Wismut		

Henning hat versucht, auf Grund der angegebenen allgemeinen Voraussetzungen die spezielle Konstitutionsgrundlage für seine Hauptgerüche zu ermitteln. Die in der ersten Auflage seines Buches aufgestellten Sätze sind aber von Wallach (zitiert auf S. 273), Heller (zitiert auf S. 276, Ruzicka[1]) u. a. scharf kritisiert worden, so daß er sie später (2. Aufl., S. 170ff.) stark abändern und einschränken mußte. Es ist unmöglich, auf die Einzelheiten hier näher einzugehen. Ich verweise daher auf die genannten Schriften und insbesondere auf die Übersicht bei Cohn (Riechstoffe, S. 30ff.). Im ganzen sind es immer nur kurze Reihen, in denen eine gewisse Gesetzmäßigkeit zu erkennen ist. Ein *allgemeines* Gesetz läßt sich nicht nachweisen. „Die Osmophore sind nur sehr bedingt osmophor, und dem Osmogen kommt eine noch geringere Bedeutung zu" [Tschirch[2])]. Aus diesem Grunde hat Tschirch im Anschluß an Ruzicka als allgemeine Regel bloß die aufgestellt, daß die stark riechenden Substanzen auch stark reaktionsfähige Atomgruppen enthalten[3]). In detaillierterer Ausführung der oben dargelegten Grundsätze über die Erregung der Riechzellen durch die Riechstoffe nimmt er an, daß diese mit den Eiweißkörpern des Riechplasmakolloids neue Verbindungen eingehen. Erst diese üben dann den eigentlichen Riechreiz auf die Riechnerven aus, d. h. nicht die Riechstoffe selbst sind die Reize, sondern ihre im Plasmakolloid entstehenden Verbindungen. Um die große Mannigfaltigkeit der Gerüche zu erklären, zieht er den komplizierten Bau des Eiweißmoleküls in Betracht

[1]) Ruzicka, L.: Dtsch. Parfüm.-Zeitung Jg. 5, S. 173. 1919.
[2]) Tschirch: Schweiz. Chemiker-Zeitung 1922, S. 105, 117, 141.
[3]) Durrans (Perfum. record Bd. 10, S. 104 u. 266. 1919; Bd. 11, S. 391. 1920) erblickt die entscheidende Vorbedingung für die Geruchsfähigkeit eines Stoffes im Vorhandensein freier Partialvalenzen „Theorie der Restaffinitäten" („residual affinity" odour theory).

(man kann wohl heute auch noch die Lipoide und ihre Bindungen an Eiweiß heranziehen), das ja außerordentlich zahlreiche Angriffspunkte für die reaktionsfähigen Atomgruppen der Riechstoffe habe. An sich ist gegen eine solche Hypothese nichts einzuwenden. Wenn wir aber zum anschließenden Nervenleitungsprozeß übergehen, so wird sie doch gewisser Modifikationen bedürfen. Im allgemeinen nimmt man ja an, daß jede Nervenfaser bloß Erregungen einer einzigen Art zu leiten vermöge. Das ist zwar nicht streng bewiesen, es läge also im Bereich der Möglichkeit, daß in jeder Empfangszelle und der daran anschließenden Nervenfaser des Olfactorius mehrere Erregungsformen (Stoffwechselmodifikationen) weitergeleitet werden. Aber die oben schon erwähnte Möglichkeit eines isolierten Verlustes für bestimmte Gerüche bei gleichzeitigem Vorhandensein anderer läßt doch wohl keine andere Deutung zu, als daß eben spezifische Unterschiede zwischen den verschiedenen Empfangszellen und Nervenfasern vorhanden sind. Es steht also darnach außer Zweifel, daß die Riechstoffe entsprechend dem Prinzip des Cytotropismus nicht alle Empfangsapparate gleichmäßig, sondern in Auswahl erregen. Irgendwelche Verteilung der „spezifischen Energien" auf die verschiedenen Stellen des Empfangsapparates muß also vorhanden sein.

Henning (Geruch, 1. Aufl., S. 377; 2. Aufl., S. 205ff.) hatte den Erregungsprozeß als Folge einer Aufspaltung des Riechstoffmoleküls an der Oberfläche der Riechzellen (oder auch in ihnen) aufgefaßt. Er ist der Meinung, daß die Riechstoffe dabei meist zu nichtriechenden Substanzen abgebaut werden. Es soll aber auch vorkommen, daß beim Abbau nacheinander nichtriechende und riechende Abbauprodukte entstehen, und dadurch soll ein oszillierender Geruchswechsel zustande kommen. Nach Fick[1]) werden viele Gerüche nur während der Inspiration wahrgenommen, nicht während der nachfolgenden Exspiration. Fick erklärt das dadurch, daß die Riechstoffe sofort von der Schleimhaut absorbiert werden, und daß dann auch die Riechfähigkeit derselben verlorengeht. Daraus würde dann für den Riechprozeß folgen, daß er nur vorhanden ist, während der Riechstoff in das Riechepithel eindringt, und aufhört, sobald das Eindringen vorüber ist. Das wäre ein analoger Vorgang, wie er von W. Straub[2]) für die Wirkung z. B. des Muscarins und Adrenalins festgestellt wurde. Substanzen dieser Art („Potentialgifte") wirken nur so lange, als ein Konzentrationsgefälle vorhanden ist. Auf der durch das Eindringen bewirkten Zustandsänderung der Zellen würde dann der eigentliche periphere Reizvorgang beruhen. Eine solche Theorie hat Backmann zur Erklärung der Ermüdungserscheinungen beim Geruch aufgestellt (s. unten S. 294).

Eine große Schwierigkeit für die angenommene schematische Zuordnung von Geruchsqualität und Konstitution bietet der Umstand, daß ein und dieselbe chemisch reine Substanz in verschiedener Konzentration ganz verschieden riechen kann. Besonders auffällig ist das z. B. beim Ionon, dessen Dampf nur in starker Verdünnung veilchenartig riecht, in hoher Konzentration dagegen für die meisten Personen von vornherein einen ganz anderen Geruch hat, der von der Mehrzahl als dem von Cedernholz ähnlich beschrieben wird. Ebenso steht es bei vielen Personen mit dem Vanillin, das, konzentriert, nach altem Papier riechen soll, und mit Terpineol. Skatol soll nur konzentriert fäkalartig, stark verdünnt blumig riechen. Ebenso haben viele Ester erst in Verdünnung den für sie charakteristischen Geruch. Zahlreiche andere Beispiele findet man

[1]) Fick, A.: Lehrb. d. Anat. u. Physiol. d. Sinnesorgane, S. 102. Lahr 1864. Ähnlich zuvor schon Valentin: Lehrb. d. Physiol. Bd. II, Abt. 2, S. 291. 1848.

[2]) Straub, W.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 119, S. 127. 1907. Sitzungsber. d. physik.-med. Ges. Würzburg, Jg. 1907, S. 80.

bei Cohn (Riechstoffe, S. 20) und bei Henning (S. 180ff.). Um diese Eigentümlichkeit zu erklären, hat Ruzicka[1]) angenommen, der Riechstoff verbinde sich in der Riechschleimhaut zunächst mit für ihn besonders reaktionsfähigen „primären Osmoceptoren". Sind diese in genügender Menge vorhanden oder werden sie vom Organismus beim Verbrauch (wie die Ehrlichschen receptorischen Seitenketten) rasch genug nachgebildet, so bleibt der Geruch konstant. „Tritt dagegen die osmophore Gruppe des Riechstoffs nach dem Verbrauch aller primären Osmoceptoren mit anderen (sekundären) Osmoceptoren in Reaktion, so kann auch — muß aber nicht! — ein anderer Geruch zustande kommen, d. h. es tritt Geruchsumschlag ein." Wird ein Riechstoff in konzentrierter Form dargeboten, „so kann eine so rasche Absättigung der primären Osmoceptoren eintreten, bzw. es können Hand in Hand beide Osmoceptoren fast gleichzeitig reagieren, und der erste Geruch kann so vom zweiten teilweise oder völlig überdeckt werden". Das würde also heißen, daß man am konzentrierten Dampf zunächst den charakteristischen Geruch der Substanz, wie beim verdünnten Dampf, riecht, sodann aber ganz rasch dafür ermüdet, worauf der Geruch des konzentrierten Dampfes übrigbleibt. Ich habe eine Person gefunden, bei der das für Ionon zutrifft. Auch bei mir ist es manchmal der Fall, viel öfter kann ich aber auch bei der größten Aufmerksamkeit keinen Vorschlag des Veilchengeruchs bemerken, und ebenso ergeht es anderen Personen.

Tschirch (zitiert auf S. 277) hat eine andere Hypothese aufgestellt, welche die Tatsache besser erklären würde. Er meint, daß die große Verdünnung der Riechstoffe in Luft zu einer Ionisierung, ja zu einer Zertrümmerung der Riechstoffmoleküle führe. Im konzentrierten Dampf würde also das ganze Riechstoffmolekül wirksam sein, im verdünnten Dampf nur die Fragmente. Aber auch diese Auffassung kann nicht stimmen, weil es Personen gibt, die auch beim konzentrierten Dampf, z. B. des Jonons, anfangs den Veilchengeruch noch riechen, und weil ich selbst mit meinem herabgesetzten Geruchsvermögen vom Terpineol, Vanillin, künstlichen Moschus auch bei hoher Dampfkonzentration den charakteristischen Geruch des verdünnten Dampfes habe. Es kommt also offenbar nicht so sehr auf den Riechstoff, als vielmehr auf die besonderen Eigenschaften des Geruchsorgans an[2]). Am plausibelsten erscheint eine Auffassung, die von Passy[3]) angebahnt wurde. Tertiärer Amylalkohol gibt bei einer Verdünnung von 10 Milliontel Gramm im Liter Luft zunächst eine erste Reizschwelle, wobei ein Geruch eigener Art auftritt, der an Benzin und Isoamylalkohol erinnert. Bei etwa 2000 Milliontel Gramm gibt es eine zweite Reizschwelle für eine Art Camphergeruch, und darüber lagert sich bei noch höheren Konzentrationen ein Alkoholgeruch. Eine ähnliche Reihenfolge sukzessiver Schwellen sollen auch andere Substanzen, wie Salicylaldehyd, Benzylchlorid usw. zeigen. Darnach würde also der konzentrierte Dampf eines mit der Konzentration den Geruch ändernden Riechstoffs in der Tat mit mehreren Osmoceptoren reagieren, aber nicht, wie Ruzicka meinte, nacheinander, sondern gleichzeitig. Der Geruch des konzentrierten Dampfes aber wäre eine Einheit, die sich aus der gleichzeitigen peripheren Reizung mehrerer Receptoren ergibt, eine Einheit aber, in der die Konstituenten nicht mehr isoliert wahrgenommen werden, also eine *Gestalt* im Sinne von Wertheimer und Köhler.

[1]) Ruzicka, L.: Chemiker-Zeitung Jg. 44, S. 93 u. 129. 1920.

[2]) Daher ist auch die Ansicht von Heyninx (Essai usw.) nicht zu halten, der meint, daß ein Riechstoff, der bei verschiedenen Konzentrationen zwei verschiedene Absorptionsstreifen im Ultraviolett hat, aus diesem Grunde auch bei diesen Konzentrationen einen verschiedenen Geruch hat.

[3]) Passy, J.: Cpt. rend. hebdom. des séances des l'acad. des sciences Bd. 115, S. 689, 1892.

c) Parosmie (Falschriechen).

Die Annahme, daß der Geruch chemisch einheitlicher Substanzen durch gleichzeitige Reizung mehrerer peripherer Receptoren ausgelöst wird, erhält eine starke Stütze durch Beobachtungen über qualitative Geruchsdefekte, die man als Parosmien bezeichnet. Unter diesem Sammelnamen laufen allerdings noch eine Reihe anderer Erscheinungen, die nicht auf einem Defekt, sondern auf abnormer Reizung des Geruchsorgans beruhen. So kommt es vor, daß ein bestimmter Geruch mehr oder weniger dauernd vorhanden ist und sich allen sonstigen Gerüchen beimischt. Ein solcher Dauergeruch kann objektive Ursachen haben, wie z. B. der Gestank bei Ozaena oder bei Eiterungen der Nebenhöhlen (scheinbare Parosmie, auch objektive Kakosmie genannt). In anderen Fällen, in denen sich ein solcher objektiver Grund nicht nachweisen läßt, wie z. B. in den von Beyer[1]) berichteten Fällen, müssen wir wohl, wie bei den subjektiven Gehörsempfindungen, an periphere, vielleicht auch an zentrale innere Dauerreizungen des nervösen Geruchsapparates denken[2]). Solche Dauerreizungen können auf toxischer Grundlage beruhen. So gibt Nagel (Handb., S. 616) an, daß bei ihm und einigen anderen Personen (nicht bei allen) nach Einnahme von Santonin ein unangenehm brenzliger Geruch von sonst unbekannter Qualität auftrat, der nach einmaliger Vergiftung tagelang bestehen blieb. Weiterhin kann ein solcher Dauergeruch auf pathologische Steigerung des unten S. 238 erwähnten Perseverierens eine Geruchsempfindung zurückgehen. Von manchen Autoren werden unter die Parosmien auch Geruchshalluzinationen, ja selbst Änderungen der Gefühlsbetonung von Gerüchen, wie sie insbesondere während der Schwangerschaft auftreten [vgl. Steiner[3])], gerechnet. Alles das sollte aber einzeln auseinandergehalten werden. Geruchshalluzinationen und Änderungen des Gefühlstones gehören jedenfalls nicht hierher. Auch die durch abnorme Dauergerüche hervorgerufenen Geruchsänderungen sollten, wenn man dafür schon den Namen Parosmie weiter verwenden will, mindestens als *Reizungsparosmien* grundsätzlich abgetrennt werden von dem eigentlichen Falschriechen, der *Ausfallsparosmie*, wie sie als Defekt vorübergehend oder dauernd nach starken Katarrhen bzw. nach Influenza beobachtet wird. Man hat das Vorkommen solcher Parosmien früher bezweifelt, und Henning stellte es anfangs (Geruch, 1. Aufl., S. 271) noch in Abrede[4]). Nachdem ich aber an mir selbst einen solchen Ausfall erlebt und genauer studiert habe[5]), sind seither von mir und anderen [Schirmer[6]), Henning, S. 348] mehrere analoge Fälle beschrieben worden[7]). Derartige Parosmien können offenbar

[1]) Beyer, H.: Zeitschr. f. Psychol. Bd. 35, S. 50. 1904.

[2]) Literatur bei Körner: l. c. S. 643 und bei Henning: S. 346.

[3]) Steiner, G.: Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. Bd. 65, S. 171. 1922.

[4]) In der Tat ist aus den älteren Angaben wenig abzuleiten. So sagt J. Müller, daß ihm und Blumenbach Reseda nicht sehr sublim, sondern mehr krautig roch. Mackenzie (Krankh. d. Halses usw., übersetzt von Semon, Bd. II, S. 667) erwähnt einen Arzt, dem Veilchen wie Phosphor, und eine andere Person, der Nelken wie Knoblauch rochen. Gamble (Americ. journ. of psychol. Bd. 10, S. 138) fand eine Person mit beiderseits ungleicher Riechschärfe, der Heliotropin auf der besser riechenden Seite nach Heliotrop, auf der anderen etwa bittermandelähnlich roch, und eine andere, bei der Talg auf der schlechter riechenden Seite nach Zwiebel roch. Auf die bloßen Aussagen über den Charakter der Fehlgerüche ist aber, wenn keine wirklichen Verwechslungsversuche ausgeführt worden sind, nicht viel zu geben. Endlich fand auch Beyer (am oben angef. O.) bei seinen Patienten Falschriechen. Es läßt sich aber nicht entscheiden, inwieweit es durch Mischung mit dem abnormen Dauergeruch zustande kam.

[5]) Hofmann, F. B.: Münch. med. Wochenschr. 1918, S. 1369. Zeitschr. f. Biol. Bd. 73, S. 29. 1921.

[6]) Schirmer: Münch. med. Wochenschr. 1919, S. 214.

[7]) Auch der Fall von Stefanini (zitiert auf S. 270), dem z. B. Kot anfangs wie gekochtes Fleisch roch, gehört zum Teil hierher.

auch experimentell erzeugt werden. So erwähnt Fröhlich[1]) abnorme Geruchsverwechslungen nach allgemeiner Morphiumvergiftung, Tschirch (zitiert auf S. 277) nach Einatmen von Chlor, Stasinski[2]) nach Bespülen der Nasenschleimhaut mit Quecksilbersalzen, speziell mit Sublimat. Eingehend untersucht ist allerdings bisher nur mein Fall.

Ich hatte nach einem schweren eitrigen Katarrh der Nasenhöhle meinen Geruch zunächst bis auf geringe Reste völlig verloren. Nach und nach kehrte er wieder zurück, aber ebenso wie bei Rollett nicht etwa für die stärkst riechenden Substanzen zuerst, sondern unabhängig von der Geruchsstärke. Die Wiederkehr des Riechvermögens erstreckte sich anfangs rasch, später immer langsamer zunehmend über mehrere Jahre, erst dann blieb der Geruch stationär bei bestimmten Ausfällen dauernd stehen. Das Wichtigste aber war, daß mir bei der Wiederkehr fast alle Gerüche (bis auf den Vanillegeruch) nicht mehr die normalen waren. Vielmehr bewegte ich mich in einer Welt fremder Gerüche, die ich erst nach und nach kennenlernen mußte. Es waren auch nicht etwa Gerüche, die mir zufällig unbekannt geblieben waren, denn eine andere von mir untersuchte Person mit ausgezeichnet geschultem Geruchssinn, der pharmazeutische Chemiker E. Schmidt, der eine analoge Parosmie erworben hatte, kannte die ihm schließlich übrigbleibenden Gerüche von früher her auch nicht. Deshalb ist es natürlich auch ganz unmöglich, anderen den Charakter derselben zu beschreiben, man kann höchstens entfernte Analogien dazu anführen (wobei man sehr fehlgreifen kann), oder einen auffällig geänderten Gefühlscharakter (unangenehm statt wohlriechend u. a.) angeben. Dagegen war es mir möglich (ähnlich wie man bei Farbenblinden Verwechslungsfarben sucht), Verwechslungsgerüche ausfindig zu machen, die ich nicht voneinander unterscheiden konnte, während sie für einen normalen Geruchssinn weit voneinander verschieden sind. Eben darin erwies sich meine Geruchsänderung als ein Defekt, ein Ausfallen gewisser Qualitätsunterschiede.

Von solchen einander für mich sehr ähnlichen Gerüchen erwähne ich zunächst die der einwertigen Alkohole der Paraffinreihe: Propyl-, Isobutyl- und Isoamylalkohol rochen anfangs nur wenig verschieden. Auch E. Schmidt fand, daß sie „im Grunde alle gleich riechen". Später wurde bei mir der Unterschied zwischen ihnen immer deutlicher, und ich bemerkte einen allmählichen Übergang vom Geruch des Propyl- über den Butyl- zum Amylalkohol. Während es ganz verständlich erscheint, daß diese Alkohole einen gleichen oder doch sehr ähnlichen Grundgeruch haben, ist es auffällig, daß in dieselbe Ähnlichkeitsgruppe anfangs auch Äther, Chloroform, Aceton gehörten. Der Octylalkohol roch dagegen von Anfang an von den anderen ganz verschieden.

Einheitlich war ferner anfangs der Geruch der Fettsäuren. Von der Ameisensäure bis zur Capron- und Caprylsäure besaßen sie zuerst alle den gleichen Geruch, nur verschieden stark, die Buttersäure am stärksten, die Caprylsäure äußerst schwach, bei der Ameisensäure überwog das Stechen. Verdünnte Essigsäure und entsprechend verdünnte Buttersäure rochen ganz gleich. Später wurde der Geruch differenzierter, und ich glaubte einen Übergang von einem Geruch, der am meisten der Essigsäure zukam, zu einem anderen, der bei der Valeriansäure sehr ausgesprochen war, feststellen zu können, indem der Essigsäuregeruch allmählich abnahm und der andere gleichzeitig zunahm. Trotzdem so die Gerüche dieser Säuren stärker voneinander verschieden und individueller geworden sind, sind es noch lange nicht die normalen Gerüche. Eine weitere Ähnlichkeitsreihe betraf Benzol, Toluol und Xylol, die anfangs gleich rochen, später sich immer mehr voneinander unterschieden. Eine sehr charakteristische Gruppe war die der Ester der höheren Fettsäuren mit höheren Alkoholen, also etwa Buttersäureamylester, aber auch Capronsäureäthylester. Dazu gehörte ferner lange Zeit der Octylalkohol, Geraniol und Citral. Diese hatten alle den gleichen, sehr charakteristischen Geruch, aus dem sich erst ganz allmählich spezifische Unterschiede zwischen den einzelnen Gliedern der Gruppe herausdifferenzierten. Eine weitere solche Reihe bestand

[1]) Fröhlich, R.: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Kl. Bd. 6, S. 322. 1851.

[2]) Stasinski, J.: Beiträge zur Physiologie des Geruchssinnes. Dissert. Würzburg 1894.

aus Phenol, Nitrobenzol, Benzaldehyd und Jodoform, die sich dann in Phenol und Jodoform einerseits, Nitrobenzol und Benzaldehyd andererseits spaltete. Die beiden ersteren waren für mich lange Zeit ganz ununterscheidbar, und noch jetzt muß ich genau aufpassen, wenn ich sie unterscheiden will. Nitrobenzol und Benzaldehyd riechen für mich sehr stark und einander ähnlich, haben aber keine Spur von Bittermandelgeruch, der mir dauernd fehlt. Eine zusammengehörige Gruppe sehr ähnlich riechender Substanzen waren ferner Schwefelwasserstoff, Leuchtgas, Mercaptan, Allylalkohol.

Das Gemeinsame aller angeführten Reihen besteht darin, daß sich aus dem anfangs einheitlichen Geruch einer Gruppe mit der Besserung des Riechvermögens die charakteristische Eigenart der Einzelgerüche immer mehr und mehr herausdifferenzierte. Dabei ändert sich der Geruchscharakter eines und desselben Riechstoffs unter Umständen mehrere Male. Z. B. folgten beim Campher deutlich drei sehr charakteristische Gerüche zeitlich aufeinander. Das Endergebnis ist das, daß mir heute die allermeisten Riechstoffe einen Geruch geben, daß er aber fast durchweg noch nicht der normale, sondern diesem nur ähnlich ist. Gewisse Gerüche fehlen mir auch heute noch vollständig, so der Fäulnisgeruch, der Kotgeruch, der Bittermandelgeruch. Wohl hat Skatol oder Kot einen sehr deutlichen Geruch für mich, nur ist es nicht der Kotgeruch, und ebenso riecht Nitrobenzol sehr stark, nur nicht nach bitteren Mandeln.

Aus der Tatsache, daß ein und dieselbe chemische Substanz je nach dem Zustand des Riechorgans, speziell bei der Wiederherstellung des Riechvermögens, nacheinander ganz verschieden riechen kann, glaubte ich den Schluß ziehen zu dürfen, daß sie nicht bloß einen, sondern gleichzeitig mehrere Receptoren verschiedener „spezifischer Energie" erregen müsse. Nach den Beobachtungen an Campher, an der Buttersäure, am Terpineol und am Ionon müßten es mindestens vier sein, wahrscheinlich aber sind es noch viel mehr. Durch diese Annahme, die wir im Bilde uns so versinnlichen können, daß wir uns eine flächenhaft ausgebreitete Tastatur mit den gespreizten Fingern beider Hände gleichzeitig angeschlagen denken, wird die Ausfallsparosmie als das Wegfallen einzelner dieser Tasten erklärt. Im Anfang waren bei mir nur noch wenig Tasten vorhanden, später, bei der allmählichen Erholung, nahm ihre Zahl wieder zu, und infolgedessen wurden die Gerüche durch das Hinzukommen für die einzelnen Gerüche spezifischer Tasten differenzierter. Eine Anzahl Tasten blieben mir aber dauernd verloren.

Durch diese Theorie, die ich fortan als Komponententheorie des Geruchs bezeichnen will, wird aber auch eine Frage beantwortet, der die Annahme, daß jedem Riechstoff bloß ein einziger Receptor entspricht, ratlos gegenübersteht. Die Chemie hat zahlreiche Riechstoffe mit einem spezifischen einheitlichen Geruch hergestellt, der in der Natur nicht vorkommt, und wir können doch unmöglich annehmen, daß für jeden dieser Gerüche schon vorher ein besonderer Receptor mit der für diesen Geruch spezifischen Energie unbenutzt vorhanden war[1]). Nehmen wir dagegen an, daß es sich nur um eine neue Erregungskombination handelt, bei der die vorhandenen Receptoren bloß in anderer Weise zusammenarbeiten, so erhalten wir für das Problem eine einfache Lösung. Ferner erklären sich dann auch die Ähnlichkeiten der Gerüche sehr einfach aus einem teilweisen Zusammenfallen einzelner Teilreceptoren, und endlich können wir, wie wir oben schon bemerkten, mit Hilfe dieser Hypothese auch verstehen, daß viele Stoffe bei höherer Konzentration des Dampfes ganz anders riechen als bei niedriger.

[1]) Der Chemiker könnte zwar meinen, es trete eben einfach eine neue Reaktion mit den „Plasmakolloiden" auf, aber dann müßte zunächst auch die Annahme von spezifischen „Osmoceptoren" fallen gelassen werden. Der Physiologe müßte ferner hinzufügen, daß infolge der neuen Reaktion ein spezifisch neuer Erregungsvorgang in der Nervenfaser fortgeleitet werde, und dazu wird er sich schwer entschließen.

An dem Unvermögen, die eben angeführten Tatsachen zu erklären, würde meiner Ansicht nach auch die Annahme scheitern, daß jedem der durch v. Skramlik unterschiedenen reinen Riechstoffe eine einzige spezifische Energie im Endapparat entspricht. Bei mir haben im Laufe der Zeit selbst solche Stoffe, die v. Skramlik als reine Riechstoffe bezeichnet, wie z. B. Terpineol, mehrere verschiedene Gerüche hervorgerufen. Ferner vermag diese Annahme auch den Geruchswechsel bei hoher und niedriger Konzentration nicht zu erklären, und endlich trifft die Ansicht, daß es sich bei neu hergestellten chemischen Verbindungen immer bloß um neue Kombinationen eines eigentlichen Geruches mit Nebenempfindungen handelt, sicher nicht durchweg zu. Es treten dabei auch völlig neue eigentliche Gerüche auf, und für diese würde die obige Frage nach dem bisher unbenutzten Receptor doch auch gelten. Den phylogenetischen Einwand, daß sich der Geruch überhaupt nicht an chemisch reinen Substanzen, sondern an den in der Natur vorkommenden Gemischen entwickelt hat, will ich dabei als zu hypothetisch ganz beiseite lassen.

Allerdings setzt unsere Annahme voraus, daß die Teilerregungen im psychophysischen Prozeß schließlich derart zu einer Einheit verschmolzen sein müßten, daß man in ihr die Einzelvorgänge schwer oder gar nicht wiedererkennt, ja, daß durch ihr Zusammenwirken ein ganz neuer Geruch entstehen kann. Ich hatte das seinerzeit so aufgefaßt, daß die Zentren des Geruchssinns Erregungen, die ihnen gleichzeitig von verschiedenen Seiten der Peripherie her zufließen, „statt sie zu summieren, mit einer ganz anderen Form ihrer eigenen Erregung beantworten", so daß dadurch eine völlige Änderung des psychophysischen Prozesses als Grundlage eines ganz neuen Geruchs entsteht, in dem der vorherige nicht wiederzuerkennen ist. Das würde aber zu der insbesondere von Wertheimer und Köhler ausgearbeiteten modernen „Gestalttheorie" hinüberführen, nach der einheitliche psychische Gebilde nicht dadurch entstehen, daß sich die zunächst vorhandenen Einzelempfindungen hinterher miteinander additiv verbinden, sondern daß diese „Gestalten" vielmehr von vornherein als Einheiten mit besonderen von der Summe der Einzelteile durchaus verschiedenen „Ganzeigenschaften" gegeben sind[1]).

Das hat Henning übersehen, wenn er meiner Folgerung aus den Erscheinungen bei Parosmie entgegenhielt (S. 313), daß darnach mosaikartig eine ganz ungeheure Zahl von Komponenten im Gesamtgeruch enthalten sein müßten, die er aus den weit auseinandergehenden Aussagen seiner Versuchspersonen ableitet. Auf solche vage Verlegenheitsaussagen von Personen, die vergeblich den ihnen ganz unbekannten Geruch zu beschreiben suchen, kann man aber gar nichts geben, weil bei ihnen in der Tat die von Henning vermuteten Assoziationen mitwirken, die natürlich zu allen möglichen Vergleichen Anlaß geben (man lese etwa die Aussagen bei Henning, S. 351). Henning versucht, das Fehlriechen auf Gedächtnisresiduen früherer Geruchseindrücke zurückzuführen. Das könnte man für schwache und ganz unbestimmte Gerüche allenfalls zugestehen, obwohl es auch da nicht bewiesen ist. Ich habe aber im Geruch des Geraniols, Citrals und Octylalkohols einen so starken und so „individuell ausgeprägten" neuen Geruch erlebt, daß ich ihm sogar einen eigenen Namen gegeben habe, der sicherlich viel schärfer charakterisiert war, als etwa der normale Geruch des Propylalkohols. Ich wüßte nicht, wie man einen solchen Geruch auf Assoziationen oder Gedächtnisresiduen (an was?) zurückführen könnte. Wenn Henning ferner (S. 352) auf die großen individuellen Verschiedenheiten der Geruchsvergleiche bei Parosmie hinweist, so ist zunächst zu bemerken, daß er unter dem Namen Parosmie alles mögliche zusammenfaßt, Ausfalls- und Reizungsparosmien, Geruchshalluzinationen, ja selbst partielle Anosmien. Tatsächlich sind aber nach der Komponententheorie auch dann noch große Unterschiede zu erwarten, wenn man sich bloß auf die Ausfallsparosmie beschränkt, weil ja die Variation des Geruchs um so größer sein wird, je mehr Komponenten beim Entstehen des Einzelgeruchs beteiligt sind.

[1]) Der Name „Gestalt" ist zwar ursprünglich nur für sinnvolle Gestalten gebraucht worden, die unter der Mitwirkung des Bewußtseins entstehen. Es unterliegt aber wohl keinem Zweifel, daß auch unbewußte Erregungsvorgänge im Zentralnervensystem in dem Sinne „gestaltet" sind, daß die Ganzformen bilden, die nicht bloß durch die Summe ihrer Teilprozesse charakterisiert sind. Es wäre freilich zweckmäßig, die unter der Mitwirkung des Bewußtseins entstandenen „sinnvollen Gestalten" und die auf angeborener Organisation beruhenden schon vorbewußt gestalteten Erregungsvorgänge auch in der Nomenklatur auseinanderzuhalten. Beim Gesichtssinn habe ich die letzteren Vorgänge *Formen* des Sehens genannt.

Sehen wir uns nach Analogien dazu um, so bieten sie sich vor allem auf akustischem Gebiet. Hier haben wir von der Dissonanz und Konsonanz über die Verschmelzung der Töne im Akkord, im Klang der Musikinstrumente und in den Lauten der menschlichen Stimme alle möglichen Übergänge vom einfachen Nebeneinander bis zur völlig unanalysierbaren Verschmelzung, und es wird sich fragen, wie es in dieser Beziehung mit den Gerüchen steht.

d) Mischung von Gerüchen.

Theoretisch hat sich mit diesem Thema sehr eingehend Henning befaßt, auf dessen Darlegungen (Geruch, S. 376ff.) ich bezüglich der psychologischen Seite verweise, wobei allerdings zu bemerken ist, daß er dort das Wesen der Gestalttheorie nicht voll würdigt. Die Frage ist die, ob man durch Mischung zweier oder mehrerer Gerüche einen neuen einheitlichen Geruch von spezifischer Eigenqualität erzeugen kann, und inwieweit es möglich ist, die einzelnen Teilstücke, aus denen er sich zusammensetzt, in ihm zu erkennen. Da gab nun zuerst Nagel[1]) an, daß es in der Tat gelingt, durch entsprechende Mischung des Dampfes zweier Riechstoffe einen Geruch von neuer Qualität zu erzeugen, von dem man mit Sicherheit sagen kann, daß er dem Geruch keiner der beiden Komponenten gleich, aber jedem ähnlich ist, so z. B. beim Mischen von Brom und Vanillin, Vanillin und Schwefelammonium. In diesen Fällen ist der neue Geruch ein dauerhafter, in anderen tritt er dagegen nur ganz vorübergehend auf, um alsbald dem einen oder anderen der beiden Einzelgerüche zu weichen. Das erklärt Nagel zum Teil aus der ungleichen Flüchtigkeit der Riechstoffe, welche praktisch das Entstehen konstant bleibender Dampfmischungen erschwert, vor allem aber aus der ungleichen Ermüdbarkeit des Riechnerven für die Einzelgerüche. Beachtenswert ist, daß man solche neue einheitliche Gerüche auch durch Mischung von Stoffen erhält, deren Geruch ganz verschiedenen Klassen der Zwaardemakerschen Einteilung angehören.

Ganz systematisch sind derartige Mischversuche neuerdings durch v. Skramlik[2]) angestellt worden, und zwar beschränkte er sich auf die Mischung der von ihm so genannten „reinen Riechstoffe" ohne oder mit sehr geringer Nebenwirkung auf den Trigeminus und den Geschmack (s. oben S. 271). v. Skramlik mischte den Dampf der betreffenden Riechstoffe derart, daß der Nase eine konstante Mischung zugeführt wurde, und variierte in den aufeinanderfolgenden Versuchen das Verhältnis der Dampfkonzentrationen. Dabei fand sich nun, daß bei geringer Zumischung des Dampfes eines zweiten Riechstoffs der Geruch des letzteren zunächst vollkommen unterdrückt wird. Das Gemisch riecht nicht anders, als wenn der erste Riechstoff bloß mit reiner Luft verdünnt worden wäre. Wird mehr von dem Dampf des zweiten Riechstoffs beigemischt, so tritt zuerst der Geruch des stärkeren und nach dessen Abklingen der des schwächer vertretenen Körpers hervor, beide aber nicht bloß quantitativ, sondern auch qualitativ verändert. Bei einem gewissen Mischungsverhältnis endlich bestehen beide Komponenten des Geruchs unter Wettstreit nebeneinander und lassen sich durch eine entsprechende Einstellung der Aufmerksamkeit herausholen. Allerdings sind sie beide qualitativ verändert. Unter Umständen ist die Verflechtung der beiden Komponenten eine so innige, daß die Mischung als neuartige Qualität imponiert, die nur schwer in ihre Komponenten zerlegt werden kann. Das kommt nicht bloß bei naheverwandten Gerüchen vor, sondern auch bei solchen, die im Zwaardemakerschen Schema weit voneinander entfernt sind. In Tabelle 7 sind nach

[1]) Nagel, W.: Zeitschr. f. Psychol. Bd. 15, S. 82. 1897.

[2]) E., v. Skramlik: Naturwissenschaften Jg. 12, S. 813. 1924; Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 56, S. 117ff. 1924.

Tabelle 7. Verschmelzung der Gerüche nach v. Skramlik.

Darbietung		Darbietung	
rechts	links	rechts	links
Anethol	Skatol	Citral	Limonen
Benzylacetat	Carvon	,,	Linalool
,,	Limonen	,,	Scatol
,,	Pinen	Jonon	Carvon*
Capronsäure	Jonon*	,,	Limonen
,,	Linalool*	,,	Linalool
,,	Pinen*	,,	Pinen
,,	Scatol	Limonen	Pinen
Carvon	Pinen	,,	Skatol
Citral	Capronsäure	Linalool	Skatol*
,,	Jonon	Pinen	Skatol

v. Skramlik die bei dichorhiner Darbietung besonders leicht verschmelzenden Geruchspaare eingetragen. Bei den mit einem Stern bezeichneten Paaren tritt bei v. Skramlik die Verschmelzung mit besonderer Leichtigkeit nur bei der in der Tabelle angegebenen Anordnung auf. Bei entgegengesetzter Darbietung (rechts und links vertauscht) fällt die psychische Analyse leichter. Bei den übrigen Paaren ist es gleichgültig, welcher Riechstoff rechts und welcher links dargeboten wird. Überhaupt ist die Befähigung zur Analyse viel schwieriger als beim Gehör und Geschmack. Ähnlich wie die Mischungen von zwei Riechstoffen verhalten sich solche von drei und vier Körpern, nur wird dann die Analyse immer schwieriger. Das beruht nicht bloß auf der Zahl der Komponenten, sondern auch darauf, daß jeder Teilgeruch auch qualitativ verändert ist. Bei vier Bestandteilen ist es meist noch möglich, drei herauszuererkennen, den vierten nicht mehr. Bei noch mehr Komponenten ist diese Analyse schließlich nicht mehr möglich, der Geruch bildet dann eine Einheit von neuer Qualität, die sich sinnlich nicht mehr in ihre Bestandteile zerlegen läßt. Beispiele für die Nachahmung natürlicher Blumengerüche durch Mischungen findet man bei Zwaardemaker (S. 266).

Ist dem aber so, kann tatsächlich durch Mischung mehrerer Riechstoffe ein qualitativ neuer, sinnlich nicht mehr sicher analysierbarer Geruch entstehen, so erscheint mir damit die schon von Nagel und Hesse[1]) vermutete Komponententheorie der peripheren Erregung durch reine Riechstoffe auch von dieser Seite her experimentell gesichert. Dazu kommt, daß es Personen mit feinem Geruchssinn in der Tat bis zu einem gewissen Grade gelingt, einzelne der im Geruch reiner Riechstoffe enthaltenen Komponenten zwar nicht zu isolieren, ihr Vorhandensein aber als verschiedene „Seiten" oder Ähnlichkeiten wahrzunehmen. So konnten Nagel und Zwaardemaker, wie oben berichtet, den Essigsäuregeruch und einen zweiten Geruch in der Fettsäurereihe nebeneinander herausriechen, und nur so gelingt es überhaupt, die Ähnlichkeit nahe verwandter Gerüche, aber auch ihre spezifischen Unterschiede festzustellen. Hennings Einreihung der Gerüche in sein Geruchsprisma beruht ja auf dem Beachten der verschiedenen Seiten oder Ähnlichkeiten der Gerüche. Ich glaube allerdings, daß gerade in den Gerüchen der chemisch einheitlichen Substanzen die Einzelteile besonders fest zur Einheit verschmolzen sind, wie ja auch v. Skramlik bei manchen Mischungen festere Bindungen gefunden hat. Auf akustischem Gebiet würden wir — allerdings nur bezüglich der Verschmelzung und der Unmöglichkeit einer sinnlichen Analyse — Analogien bei den Sprachlauten finden. Man vergleiche etwa die bekannte Vokaltafel von Hellwag mit *a*, *u* und *i* an den Ecken und allen Über-

[1]) Hesse u. Doflein: Tierbau und Tierleben. Bd. 1, S. 656. Leipzig 1910.

gängen zwischen ihnen mit einer Fläche des Henningschen Geruchsprismas. Vielleicht wäre es sogar noch richtiger, die Mannigfaltigkeit der Gerüche mit der Mannigfaltigkeit der Geräusche, dem Kratzen, Zischen, Rauschen usw. zu vergleichen. Man kann danach am ehesten die Schwierigkeit, die Gerüche nach ihrer Ähnlichkeit in ein System zu ordnen, ermessen. Ungeübte und insbesondere Unmusikalische vermögen aber auch schon nicht mehr Teile von Zusammenklängen, die ein geübtes musikalisches Gehör noch sinnlich zu analysieren vermag, einzeln herauszuhören. Ich meine, daß der Mensch dem Geruch gegenüber sich in einer ähnlichen Lage befindet wie ein halb Musikalischer gegenüber einem Akkord. Es mag wohl sein, daß das hochentwickelte Geruchsorgan der osmatischen Tiere Mischgerüche viel weitgehender zu analysieren vermag, als unser auch in dieser Beziehung — nicht bloß in bezug auf die Riechschärfe — zurückgebildetes Riechorgan.

Mischt man nicht, wie v. Skramlik es tat, den Dampf der Riechstoffe in konstant bleibendem Verhältnis, sondern wie die Parfümfabrikation, die Riechstoffe selbst, so kommen für das Entstehen eines einheitlichen stabilen Dauergeruchs außer der Auswahl geeigneter, gut verschmelzender Gerüche auch noch mannigfache andere Faktoren in Betracht, die Zwaardemaker[1]) und Henning (S. 381) zusammenstellen. Die wichtigsten bestehen darin, daß man durch Zusatz bestimmter Substanzen dafür sorgt, daß die Bestandteile dauernd in gleichmäßiger Weise verdampfen und nicht etwa einer vor dem anderen sich verflüchtigt. Nach Zwaardemaker handelt es sich darum, ein eutektisches Gemisch mit konstanter Zusammensetzung des Dampfes zu erzeugen. Ferner weist Henning auf die bekannte Tatsache des Lagerns oder Reifens der Parfümmischungen hin. Im einzelnen sind diese Dinge durchaus empirisch festgestellt (zum Teil auch Fabrikgeheimnis), und die Theorie steht noch völlig aus.

e) Die Feinheit des Geruchssinns.

Die Fähigkeit, ähnliche Gerüche voneinander zu unterscheiden, bezeichnet man nach v. Vintschgau (S. 270) als die *Feinheit* des Geruchssinns. Zur Messung derselben schlägt Zwaardemaker[2]) den Vergleich von Riechstoffen vor, die einander zwar ähnlich, aber für Menschen mit normalem Geruchssinn doch etwas verschieden riechen, wie Iron und Ionon; Campher, Borneol, Eukalyptol; oder Reihen mit allmählichem Übergang des Geruchs, wie die Alkohol-, die Fettsäurereihe usw. Für besonders feine Untersuchungen könnte man ferner noch Mischungen der einander nahestehenden Riechstoffe verwenden. Allerdings würden solche Messungen zunächst nur etwas für die betreffende Reihe aussagen. Es könnte immer noch die Feinheit für andere Reihen geringer oder größer sein. Sollten sich diese Methoden als brauchbar erweisen, so könnte man derartigen Messungen mit mehr Recht den Namen der Odorimetrie geben als der vergleichenden Schwellenbestimmung. Auch die Methode, aus Mischgerüchen die einzelnen Komponenten heraus zu erkennen, ließe sich voraussichtlich zu einem Meßverfahren ausarbeiten. Gerade in dieser Analyse würde sich die Feinheit des Geruchs am deutlichsten äußern, ähnlich wie bei der Feinheit des musikalischen Gehörs. Es bedarf keiner weiteren Erörterung, daß in allen diesen Dingen die Übung eine ganz hervorragende Rolle spielt. Bei der Verwendung der Feinheit des Geruchssinns für praktische Zwecke (Weinproben usw.) beschränkt man sich selbstverständlich nicht bloß auf das Unterscheidungsvermögen für reine Gerüche, sondern zieht alle sonstigen erreichbaren Nebenumstände, Geschmack usw. mit heran.

[1]) Zwaardemaker, H.: Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmethoden S. 490 ff.
[2]) Zwaardemaker, H.: Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmethoden, S. 512.

f) Geruchskompensation.

Läßt man zwei voneinander sehr verschiedene Gerüche gleichzeitig einwirken, so schwächen sie sich gegenseitig ab, nach ZWAARDEMAKER[1]) unter Umständen bis zur völligen Vernichtung des Geruchs, sog. Geruchskompensation. Um dabei eine gegenseitige chemische Einwirkung der beiden Riechstoffe aufeinander sicher auszuschließen, führte ZWAARDEMAKER mittels eines Doppelolfactometers jeden nur einer Seite der Nase zu, welches Verfahren von HENNING als *dichorhines* Riechen bezeichnet wurde. Als Riechstoffe, deren Gerüche sich bei einem bestimmten Mischungsverhältnis des Dampfes gegenseitig vollständig aufheben, so daß man geruchlose Luft einzuatmen glaubt, bezeichnet ZWAARDEMAKER: Kautschuk und Wachs, Kautschuk und Cedernholz, Tolubalsam und Wachs, auch Ammoniak und Essigsäure (dichorhin ohne Vermischung zugeführt). PASSY[2]), MESNARD[3]) und NAGEL[4]) bestätigten ZWAARDEMAKERS Angaben nur insofern, als sie bei Mischung von mehreren Gerüchen die resultierende Empfindung häufig viel schwächer fanden als die jeder einzelnen Komponente, so daß sich die Gerüche zu einem schwachen unbestimmten Geruch („Odeur neutre" nach MESNARD) vereinigen. NAGEL fand sogar Kombinationen von Gerüchen, die sich *nahezu* kompensierten, nie aber eine völlige Kompensation bis zur Geruchlosigkeit. Auch ZWAARDEMAKER selbst und ebenso sein Schüler HERMANIDES fanden, daß meist ein unbestimmter Rest von Geruch übrigbleibt. In diesen Fällen handelt es sich also offenbar um ähnliche Dinge, wie wir sie im vorletzten Kapitel über die Geruchsmischung schon beschrieben haben, nämlich um die Entstehung eines neuen Geruchs von spezifischer Eigenart, der aber viel schwächer ist als die Komponenten. Auf eine ähnliche Erscheinung habe ich[5]) bei jenen Riechstoffen aufmerksam gemacht, die konzentriert anders riechen als verdünnt, wobei der Geruch des konzentrierten Dampfes im allgemeinen viel schwächer und weniger charakteristisch ist als der des verdünnten Dampfes. Ich habe dabei auch schon auf die Analogie beim Geschmackssinn hingewiesen, wo aus der Mischung von Süß und Sauer ein neuer Geschmack entsteht, der viel unbestimmter („farbloser") ist als seine Komponenten.

Abgesehen davon bleiben aber nach ZWAARDEMAKER[6]) noch Kombinationen übrig, in denen tatsächlich vollkommene Geruchlosigkeit erzielt werden soll. So, wenn man mittels eines Doppelriechmessers gesättigte wässerige Lösungen von Terpineol und Guajacol, von Terpineol und Capronsäure, von Guajacol und Capronsäure dichorhin einwirken läßt. Die Länge der Riechflächen sollen sich bei völliger Kompensation für Terpineol und Guajacol wie 4 : 5 cm, für Terpineol und Capronsäure wie 1 : 3, für Guajacol und Capronsäure wie 1 : 1 cm verhalten. Diese volle Kompensation gilt aber nur für schwache Gerüche. ZWAARDEMAKER faßt seine Erfahrungen in die allgemeinen Sätze zusammen[7]), daß schwache Gerüche einander gegenseitig aufheben können, starke miteinander in Wettstreit treten und sehr starke die schwächeren verdrängen können. Wie diese

[1]) ZWAARDEMAKRE, H.: Geruch, S. 168 ff, 267, 283. Engelmanns Arch. f. Physiol. 1900, S. 423; 1902, Suppl. S. 420; 1907, Suppl. S. 89; 1908, S. 52. Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmethoden, S. 513. Vgl. auch HERMANIDES: Onderzoek. physiol. lab. Utrecht 5. Reihe, Bd. 10, S. 1. 1909.

[2]) PASSY, J.: Année psychol, Bd. 2, S. 400. 1895.

[3]) MESNARD, E.: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 116, S. 1461. 1903, und Zitat bei PASSY: a. a. O.

[4]) NAGEL, W.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 15, S. 101. 1897.

[5]) HOFMANN, F. B.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 73, S. 59. 1921.

[6]) ZWAARDEMAKER, H.: Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmethoden, S. 519. Journ. de psychol. Jahrg. 21, S. 793. 1924.

[7]) ZWAARDEMAKER, H.: Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmethoden. S. 514.

Verdrängungs- und Kompensationserscheinungen theoretisch aufzufassen sind, ist noch nicht ganz klar. Daß dabei rein psychische Faktoren in Betracht kommen, wie dies schon Zwaardemaker annahm und worauf Henning das Hauptgewicht legt, ist sicher. Insbesondere ist die Verdrängung wenig eindringlicher, schwacher Gerüche durch sehr eindringliche, „penetrante" starke Gerüche eine auch auf anderen Gebieten geläufige Erscheinung. Bei sehr schwachen Gerüchen könnte ferner die Ablenkung der Aufmerksamkeit eine gewisse Rolle spielen. Die Fälle aber, in denen sich gerade bestimmte Kombinationen gegenseitig abschwächen, weisen doch auf einen spezifischen Faktor hin, der sich z. B. auch bei den Geschmacksempfindungen wiederfindet.

4. Nachdauer der Gerüche.

Erscheinungen des *Simultankontrastes* sind beim Geruch nicht nachweisbar. Auch ein *Sukzessivkontrast* nach Art eines negativen Nachbildes fehlt dementsprechend. Dagegen merken viele Personen bei lebhaften Gerüchen eine *positive* Nachwirkung in der Art, daß der objektiv nicht mehr vorhandene Geruch noch lange Zeit nachher fortbesteht und sich den nachfolgenden Gerüchen beimengt. Im einzelnen sind die Erscheinungsformen dieser Geruchsnachdauer sehr verschieden. Die Nachwirkung kann lange Zeit gleichmäßig vorhanden sein, oder sie kann bloß gelegentlich, häufig z. B. bei bestimmten Gerüchen, wieder auftauchen. Man könnte die Nachwirkung als positives Nachbild bezeichnen, indessen hat sie nach Henning (S. 290 ff.) eidetischen (Wirklichkeits-) Charakter, sie gleicht den optischen und akustischen Anschauungsbildern, die manche Personen nach intensiver Darbietung optischer bzw. akustischer Eindrücke haben. Es gibt auch assoziativ oder ohne jeden Anlaß auftauchende eidetische Geruchsbilder (Geruchshalluzinationen). Einen sehr bezeichnenden Fall erlebte ich selbst, als ich meinen Geruch eben verloren hatte. Beim Darüberbeugen über ein fettiges Wachstuch hatte ich so lebhaft und deutlich die Empfindung des ranzigen Buttersäuregeruchs, daß ich ihn ganz bestimmt auf einen wirklich vorhandenen Reiz bezog und mich eigens sofort danach an Buttersäure selbst davon überzeugen mußte, daß ich sie überhaupt nicht roch. Vorfälle dieser Art mahnen zur äußersten Vorsicht (häufige Kontrollen!) bei Geruchsversuchen.

5. Geruchsermüdung.

Bei anhaltender Einwirkung eines bestimmten Riechstoffs wird der Geruch desselben abgeschwächt und kann schließlich sogar ganz verschwinden. Das kann durch Ablenkung der Aufmerksamkeit bewirkt werden, deren Beteiligung man daran erkennt, daß der Geruch wieder auftaucht, wenn die Aufmerksamkeit wieder auf ihn gerichtet wird. Davon abgesehen gibt es aber auch eine scheinbar echte „Ermüdung" oder „Adaptation" (*Larguier* des *Bancels*). Das genauere quantitative Studium derselben wird allerdings dadurch erschwert, daß beim gewöhnlichen Riechversuch die Einwirkung der Riechstoffe auf die Riechschleimhaut periodisch mit der Atmung wechselt. Schon dabei kann man für eine Anzahl von Riechstoffen die Beobachtung machen, daß der Geruch nur während der Inspiration vorhanden ist, während der Exspiration nicht. Fick hat das, wie schon früher erwähnt wurde, darauf bezogen, daß der Riechstoff sofort von der Nasenschleimhaut adsorbiert und dadurch aus der Atemluft beseitigt wird. Greifen wir auf die oben angeführte Riechtheorie von Ruzicka zurück, so wird also während der Inspiration ein Teil der Osmoceptoren verbraucht.

Wird nun während der Ausatmung die in der Einatmungsperiode verbrauchte receptive Substanz wieder ganz ersetzt, so tritt volle Erholung auf. Ist das nicht der Fall, so muß eine allmähliche Abschwächung des Geruchs erfolgen, die schließlich bis zum völligen Verschwinden des Geruchs führen kann. Dabei macht man jedoch häufig die besonders von NAGEL[1]) betonte Beobachtung, daß der Geruch nach dem ersten Verschwinden noch ein oder sogar ein paarmal wiederkehrt und dann erst endgültig aufhört. Ob das, wie NAGEL meint, hauptsächlich auf gelegentlicher Vertiefung der Atemzüge beruht, oder wie HENNING (S. 333) glaubt, auf rhythmischen Erregbarkeitsschwankungen des nervösen Apparates, ist nicht entschieden.

Quantitativ kann man die Abnahme der Riechfähigkeit während der Ermüdung verfolgen, wenn man von Zeit zu Zeit die Reizschwelle bestimmt. Solche Versuche wurden von ZWAARDEMAKER ausgeführt, und dabei stellte sich exakt heraus, was man vorher schon aus einfachen Orientierungsversuchen entnehmen konnte, daß die Ermüdung für die verschiedenen Riechstoffe in ganz verschiedener Weise verläuft. In Abb. 54 sind so gewonnene Ermüdungskurven für Benzoeharz und Kautschuk wiedergegeben, wobei auf der Abszisse die Zeit, auf der Ordinate die Reizschwelle in Olfactien angegeben ist. Die an den Kurven angeschriebenen Zahlen geben die Stärke des Ermüdungsreizes an, die Einatmung desselben erfolgte regelmäßig alle 2 Sekunden. Man erkennt, daß die Ermüdung für Benzoeharz rascher abläuft als die für Kautschuk, und sieht ferner, daß die Ermüdung um so schneller fortschreitet, je stärker der Ermüdungsreiz ist.

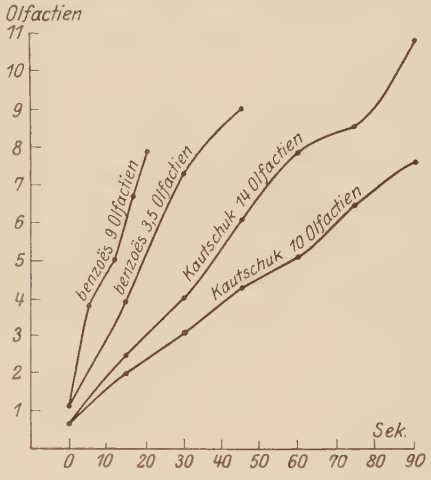


Abb. 54. Nach ZWAARDEMAKER.

In einfacherer Form hat diesen verschiedenen Verlauf der Ermüdung bereits NAGEL (l. c. S. 84) demonstriert. Er mischt miteinander Cumarin und Vanillin in alkoholischer Lösung. Anfangs überwog für ihn der Vanillingeruch, nach wiederholtem Riechen blieb schließlich bloß der Cumaringeruch übrig. Ganz analog hatte schon ARONSOHN (l. c.) zu bestimmen gesucht, wie lange es dauert, bis man sich für einen Geruch voll ermüdet, und hatte dabei ebenfalls für die verschiedenen Gerüche eine ganz verschiedene „Geruchsdauer" gefunden. Es kann also, wie aus der Gesamtheit dieser Versuche hervorgeht, ein Geruch unabhängig von den anderen ermüdet werden, und gerade diese Tatsache ist seit jeher (FRÖHLICH, ARONSOHN) im Sinne einer spezifischen Energie für jeden Geruch verwertet worden.

Auffällig sind bei allen diesen Versuchen die großen individuellen Unterschiede in der Ermüdbarkeit. Ich habe am Ionon alle möglichen individuellen Variationen von leichtester Ermüdbarkeit bis zur fast völligen Unermüdbarkeit gefunden. Daraus erklären sich offenbar auch die sehr verschiedenen Angaben der Autoren über den Verlauf der Ermüdung[2]). Die plausibelste Erklärung

[1]) NAGEL, W.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 15, S. 98. 1897.

[2]) TOULOUSE und VASCHIDE (Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 51, S. 913) fanden an mehreren Personen nur eine ganz geringe Ermüdung für Campher selbst nach $^1/_2$stündigem Einatmen. Bei mir und bei FLÖSSNER war sie sehr stark (vgl. Zeitschr. f. Biol. Bd. 78, S. 73 u. 78).

für diese Differenzen ergibt sich aus den Beobachtungen, die ich an mir selbst bei der Wiederkehr der Gerüche nach der Anosmie machte. Dabei stellte sich heraus, daß die Ermüdbarkeit für einen Geruch im Anfang, als er noch nicht lange wiedergekehrt war, am größten war, daß sie aber später, sobald sich der Geruch mehr gefestigt hatte, außerordentlich abnahm. Da nun die hier in Rede stehende Ermüdbarkeit nachweisbar eine periphere ist (s. unten!), und da das Riechepithel sehr leicht und oft Schädlichkeiten ausgesetzt ist, die seine Leistungsfähigkeit vorübergehend herabsetzen, so könnte sich die verschiedene Ermüdbarkeit aus solchen, im einzelnen gänzlich unkontrollierbaren teilweisen Schädigungen des Riechepithels in früherer Zeit erklären.

In den bisherigen Versuchen wurde immer der Geruch eines Riechstoffes als Einheit angenommen, die durch die Ermüdung in toto abgeschwächt wird. Die Komponententheorie des Geruchs läßt aber auch qualitative Änderungen des Geruchs durch Ermüdung erwarten und führt zu Fragestellungen, die geeignet sind, die Verwertbarkeit dieser Theorie eingehender zu prüfen. Wir wollen annehmen, ein Riechstoff *A* reize die Receptoren *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, *g*, ein zweiter *B* die Receptoren *b*, *d*, *f*, *h*, *i*, *k*, *l*, ein dritter *C* die Receptoren *a*, *b*, *d*, *e*, *k*, *m*, *n*. Ermüdet man nun durch anhaltendes Riechen an *A* sämtliche Komponenten dieses Geruchs vollständig, so müßten nach der Komponententheorie auch *B* und *C* in ihrer Qualität verändert sein, weil ja auch aus ihrem Geruch einzelne Komponenten — aus *B* nämlich *b*, *d*, *f*, aus *C* *a*, *b*, *d*, *e* — verschwunden sind. Solche Beobachtungen habe ich[1]) nun in der Tat in der ersten Zeit nach der Wiederkehr meines Geruchs machen können. Geradezu störend war das bei vergleichenden Riechversuchen in einer und derselben Verwechslungsgruppe. Prüfte ich zu dieser Zeit rasch nacheinander den Geruch von Benzol, Toluol und Xylol, so rochen sie ganz verschieden, während sie in längeren Pausen nacheinander geprüft, einander ganz ähnlich rochen. Dasselbe war der Fall in der Gruppe Octylalkohol, Capronsäureäthylester (als Repräsentant der höheren Ester), Geraniol. Diese Erscheinung verschwand aber auch wieder immer mehr, je mehr sich mein Geruchsvermögen festigte und die Ermüdbarkeit desselben geringer wurde.

Eine zweite Folgerung aus der Komponententheorie knüpft an den ungleichen zeitlichen Verlauf der Ermüdung für verschiedene Riechstoffe an. Übertragen wir diese zeitlichen Unterschiede auch auf die einzelnen Komponenten eines Geruchs, so ist zu erwarten, daß sich nach dem Wegfall der rascher ermüdenden Komponenten der Geruch ändert. Einen hierhergehörigen Versuch hat schon Nagel[2]) angegeben. Bei ihm verschwand nach wiederholtem Riechen an Nitrobenzol schließlich der Bittermandelgeruch desselben vollständig, während ein anderer Geruch erhalten blieb. Ich[3]) habe 20 Personen mit „normalem" Geruchssinn genau daraufhin untersuchen lassen, und von diesen konnten 8 den Versuch von Nagel bestätigen. Bei mir selbst fehlt der Bittermandelgeruch des Nitrobenzols dauernd ganz. Durchaus analog ist die Beobachtung von Kaufmann[4]), daß sich nach längerem Einatmen des konzentrierten Dampfes von Trimethylamin der charakteristische Fischgeruch desselben verliert und in einen dem Ammoniak ähnlichen Geruch übergeht. Auch hier ist bemerkenswert, daß mir zur Zeit meiner stärksten Geruchsstörung Trimethylamin nicht fischartig, sondern ammoniakähnlich roch. Nach Kaufmann verschwindet nach längerem Riechen des konzentrierten Dampfes von Akrylsäureester, Äthyl-

[1]) Hofmann, F. B.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 78, S. 65ff. 1923.
[2]) Nagel, W.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 15, S. 97. 1897.
[3]) Hofmann, F. B.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 78, S. 68. 1923.
[4]) Kaufmann, M.: Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 42, S. 271. 1908.

sulfid, Phenolisonitril und Mercaptan der widerliche Geruch dieser Stoffe ebenfalls und macht einem angenehm ätherischen Platz.

Diese Fälle von Geruchsumschlag infolge von Ermüdung, welche die eigentliche Grundlage für die oben S. 279 dargelegte Theorie von Ruzicka über die primären und sekundären receptiven Substanzen bildet, stehen in bester Übereinstimmung mit den Folgerungen aus der Komponententheorie. Insbesondere die zuletzt erwähnten Beispiele zeigen allem Anscheine nach, daß Komponenten, die durch Ermüdung vorübergehend ausgeschaltet werden, pathologisch auch dauernd ausfallen können, wodurch in beiden Fällen dieselbe Abänderung des Geruchs zustande kommt. Auffällig sind aber auch hier wieder die außerordentlich großen individuellen Unterschiede in der Ermüdbarkeit, wie sie sich z. B. in den Nitrobenzolversuchen aussprechen.

Als Auslöschen einer Geruchskomponente (und insofern mit der Komponententheorie in Übereinstimmung) kann auch folgender Versuch mit Stoffen angesehen werden, deren Dampf in hoher Konzentration anders riecht als in niedriger[1]). In diesem Falle, wie z. B. beim Ionon, genügt bei den meisten Personen — wiederum nicht bei allen — wiederholtes Einatmen des konzentrierten Dampfes, um den Veilchengeruch des verdünnten Dampfes auf längere Zeit völlig zu beseitigen. Wenn wir annehmen, daß in der Reizung durch den konzentrierten Ionondampf die Reizkomponenten des Veilchengeruchs mit darin stecken und diese leicht ermüdbar sind, so erklärt sich daraus ohne weiteres die anfangs paradoxe Erscheinung, daß man den Veilchengeruch durch einen von ihm durchaus verschiedenen Geruch ganz vernichten kann. Auch das Umgekehrte kommt vor. In jenen Fällen, in denen der konzentrierte Dampf nur wenig anders riecht als der verdünnte, so daß der Ungeübte den Unterschied kaum merkt, z. B. bei natürlichem Moschus, ist es möglich, durch anhaltendes Riechen am verdünnten Dampf eine Ermüdung für dessen Duft herbeizuführen, so daß unmittelbar danach der Nebengeruch des konzentrierten Dampfes viel stärker oder sogar rein für sich hervortritt.

Während die bisher besprochenen Beobachtungen über Geruchswechsel bei Ermüdung leicht durch die periphere Komponententheorie erklärt werden können, gibt es eine Gruppe von Vorgängen, bei denen das nicht so einfach der Fall ist. Das ist die von Zwaardemaker sog. *heteronyme Ermüdung*, d. h. die Erscheinung, daß nach Ermüdung oder Adaptation für *einen* Geruch auch ein anderer abgeschwächt sein kann, ohne daß er in seinem Charakter geändert wird, ja daß sogar ein Geruch durch einen anderen ganz ausgelöscht werden kann. Bei vielen Personen schwindet z. B., wenn sie einige Male an konzentriertem Ionondampf gerochen haben, nicht bloß der Veilchengeruch des verdünnten Ionons, sondern auch der Geruch von Reseda und von Teerosen für einige Zeit vollständig. Ebenso wird bei manchen Personen der Geruch des Jodoforms durch anhaltendes Riechen an Nitrobenzol zeitweilig vollkommen vernichtet. Schon Aronsohn[2]) hat diese heteronyme Ermüdung genauer untersucht. Zwaardemakers Schüler Komuro[3]) und Ohma[4]) haben diese Bemühungen mit verfeinerten Methoden, speziell durch quantitative Schwellenuntersuchungen, weitergeführt und kamen dabei zu folgenden Ergebnissen: Wenn man sich für einen Geruch mittlerer Intensität aus einer der Zwaardemakerschen Geruchsklassen vollständig ermüdet, so wird dadurch die Reizschwelle auch für Gerüche

[1]) Hofmann, F. B.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 78, S. 73ff. 1923.
[2]) Aronsohn: du Bois' Arch. f. Physiol. 1886, S. 321.
[3]) Komuro, K.: Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 6, S. 58. 1921.
[4]) Ohma: Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 6, S. 567. 1921.

anderer Klassen etwas herabgesetzt. Komuro prüfte die Änderung der Reizschwelle für Essigsäureamylester, Nitrobenzol, Terpineol, künstlichen Moschus, Allylalkohol, Guajacol, Capronsäure, Pyridin und Skatol nach völliger Ermüdung des Geruchssinns für Terpineol von der Konzentration $5 \cdot 10^{-8}$ g in 1 ccm Luft, für Guajacol von der Konzentration $8{,}2 \cdot 10^{-8}$ g in 1 ccm Luft und für Capronsäure von $3{,}35 \cdot 10^{-8}$ g in 1 ccm Luft. Die Erkennungsschwelle für den eigenen Geruch stieg danach beim Terpineol auf das 6,5fache, beim Guajacol auf das 6,8fache, bei der Capronsäure auf das 20,9fache der vorher nach dem Aufenthalt in geruchloser Luft bestimmten. Die Schwelle für die anderen Gerüche war um ein geringes, meist nur um das 1,2 – 1,5fache erhöht. Es ist also ein kleiner allgemeiner Einfluß des Ermüdungsgeruchs auch auf Gerüche der anderen Zwaardemakerschen Klassen vorhanden, und zwar ist er auf alle ziemlich gleichmäßig. Innerhalb einer und derselben Klasse konnte aber Ohma deutliche Unterschiede in der Beeinflussung der einzelnen Riechstoffe feststellen. Ohma untersuchte aus der zweiten Klasse von Zwaardemaker, den aromatischen Gerüchen, die Wirkung von Benzaldehyd, Eugenol, Eucalyptol, Campher, Citral und Safrol zunächst aufeinander, sodann auf eine ganze Reihe von Riechstoffen derselben Klasse. Die Ermüdung wurde jedesmal so lange fortgesetzt, bis beim gewöhnlichen ruhigen Einatmen kein Geruch mehr zu merken war. Nach der Stärke der gegenseitigen Beeinflussung gelangte er schließlich zur Unterscheidung der drei schon S. 272 angegebenen Unterklassen: 1. der Bittermandelgerüche, 2. der Campher-Gewürzgerüche (Campher, Eucalyptol, Eugenol), 3. der Citralgerüche (Citral, Geraniol, Limonen, Linalool). Zwischen ihnen gibt es Übergänge. So bildet Menthol anscheinend einen Übergang von dem Bittermandel- zu den Camphergerüchen; Safrol und Anethol bilden eine kleine Gruppe für sich, werden aber auch vom Eucalyptol stark beeinflußt, und ähnliches. Das Eucalyptol ist als das Zentrum und Hauptrepräsentant der ganzen Klasse zu betrachten.

Vergleiche ich nun diese Beobachtungen mit meinen eigenen, durch die Parosmie erworbenen Erfahrungen, so zeigen sich manche übereinstimmende Punkte. So erschienen mir lange Zeit Campher und Eucalyptol ununterscheidbar gleich, ebenso konnte ich Citral und Geraniol nicht voneinander unterscheiden. Ich habe zu dieser Zeit versucht, die dem Citral verwandt riechenden Stoffe nach ihrer Ähnlichkeit in eine Reihe zu ordnen und gelangte dabei zu folgender Anordnung:

$$\left.\begin{matrix}\text{Eugenol}\\ \text{Anisaldehyd}\end{matrix}\right\} \leftarrow \text{Linalool} \leftarrow \left\{\begin{matrix}\text{Zitronellol}\\ \text{Safrol}\\ \text{Karvol}\end{matrix}\right\} \leftarrow \left\{\begin{matrix}\text{Zitral}\\ \text{Geraniol}\end{matrix}\right\} \rightarrow \text{Methylheptenon.}$$

Die untereinanderstehenden Stoffe waren einander im Geruch sehr ähnlich oder fast gleichriechend, die nebeneinanderstehenden rochen schon deutlich verschieden, aber immerhin noch ähnlich. Diese im Jahre 1917 ausgeführte Gruppierung zeigt manche Ähnlichkeit mit der von Zwaardemaker. Ich muß jedoch betonen, daß meine Gerüche alle nicht normal waren, vielmehr nach der Komponententheorie nur durch einen Rest übriggebliebener Komponenten hervorgerufen wurden, während die stärker differenzierenden Komponenten noch fehlten. Eugenol und Anisaldehyd vermittelten etwa den Anschluß an die untereinander wieder sehr ähnlichen Gerüche des Phenols, Nitrobenzols und Benzaldehyds, wobei mir, wie schon bemerkt, der Bittermandelgeruch der letzteren vollkommen fehlt. Während nun diese Gruppen manche Analogien zu denen von Zwaardemaker aufweisen, war der Campher-Eucalyptol-Geruch zu dieser wie zu jeder anderen Zeit ein völlig abweichender, er gehörte gar nicht in dieses Geruchsgebiet herein.

Zwaardemaker hatte (Geruch, S. 279) angenommen, daß ein Riechstoff nicht bloß die Endapparate der ihm speziell zugehörigen spezifischen Energie reize, sondern daß die Reizung in allmählich abnehmendem Maße auch auf die verwandten, im Riechepithel benachbart liegenden Endapparate irradiiere. Aus dieser Irradiation hatte er das Entstehen einheitlicher Mischgerüche erklärt, indem er annahm, daß sich die ursprünglichen Geruchseindrücke, soweit sie durch Erregung verschiedener Endapparate erzeugt sind, gegenseitig kompensieren, während *der* Geruch übrigbleibt, welcher durch die Erregung der den Gerüchen gemeinsamen Endapparate entsteht. Man könnte versuchen, auch die heteronyme Ermüdung damit in Verbindung zu bringen. Nur führt freilich die konsequente Durchführung der Irradiationshypothese auch wieder zur Komponententheorie zurück. Wenn nämlich die Irradiation in einer *Miterregung* der ähnlichen „spezifischen Energien" neben der für den betreffenden Geruch eigentlich charakteristischen Hauptenergie besteht, so heißt das ja nichts anderes, als daß durch einen und denselben Riechstoff mehrere spezifische Energie erregt werden, bloß die einen stärker als die anderen. Es müßten also in den ähnlichen Gerüchen immer teilweise gleiche spezifische Energien zusammenwirken, wie ich sie bei der Parosmie durch die Gleichheit der Gerüche beim Veilchen-Teerosen-Reseda-Geruch, beim Campher-Eucalyptol-Geruch, beim Geruch von Citral und Geraniol herausholen konnte.

Aber auch diese Annahme kann die heteronyme Ermüdung allein für sich noch nicht erklären. Es stecken ja im Nachbargeruch außer den gleichen auch noch verschiedene Komponenten darin, und wenn nun im Ermüdungsversuch der *ganze* Geruch abgeschwächt oder gar ganz vernichtet wird, so müssen doch auch die ungleichen Komponenten mit unterdrückt werden[1]). Hier muß also noch etwas anderes hinzukommen. Ich habe eine Zeitlang geglaubt, es handle sich um eine Art Narkose[2]), wie sie schon Kaufmann angenommen hatte, und ich habe daher Herrn Dr. Mitsumoto veranlaßt, den Einfluß eines sicheren Narkoticums, nämlich des Äthers, auf die Riechfähigkeit verschiedener Substanzen zu untersuchen. Nach dem Einblasen von Äther in die Nase fand sich nun beim Riechen an den Substanzen selbst eine für verschiedene Stoffe anscheinend verschieden starke Beeinflussung des Geruchs. Der Geruch mancher Stoffe, wie z. B. des Menthols, des Camphers und des Naphthalins war stark abgeschwächt, der Geruch anderer dagegen, insbesondere der Butter- und Propionsäure, war kaum verändert. Genauere Versuche am Olfactometer ergaben aber, daß die Reizschwelle bei allen diesen Stoffen um das gleiche Vielfache erhöht war. Wurden nun mittels des Olfactometers von Hofmann und Kohlrausch abgemessene überschwellige Konzentrationen dargeboten, so zeigte sich, daß die Abschwächung des Geruchs mit der Erhöhung der Konzentration allmählich abnimmt und schließlich unmerklich wird, bei der Buttersäure ungefähr bei der 200 bis 600fachen Schwellenkonzentration. Liegt nun die Reizschwelle für einen Riechstoff im Vergleich zur Konzentration des gesättigten Dampfes so niedrig wie bei der Butter- und Propionsäure, so erreicht man beim Riechen an der Substanz selbst so hohe

[1]) Es hilft auch nichts, wenn man annehmen wollte, daß die Komponenten in den ähnlichen Gerüchen alle gleich seien, und die Geruchsunterschiede nur auf ungleich starker Erregung der einzelnen Komponenten beruht. Auch dann müßten ja der Ermüdung für einen Geruch die weniger stark erregten Komponenten des Nachbargeruches übrigbleiben, was lediglich einen Geruchsumschlag, nicht aber völlige Vernichtung des Geruches zur Folge hätte.

[2]) Daß die Riechstoffe Narkotica für Nervenfasern sind, hatte ja schon H. Beyer (Engelmanns Arch. f. Physiol. 1902, Suppl. S. 203) experimentell nachgewiesen.

Vielfache der Schwellenkonzentration, daß eine Abschwächung des Geruchs nicht mehr zu merken ist. Im gegenteiligen Falle (bei einer im Verhältnis zur Sättigungskonzentration hohen Schwelle) kommt man beim Riechen an der Substanz nicht zu so hohen Vielfachen der Schwellenkonzentration und merkt daher die Abschwächung des Geruchs. Ein wirkliches Narkoticum, wie der Äther, scheint daher, soweit es bisher untersucht ist, eine gleichmäßige Abschwächung aller Gerüche zu bewirken. Allerdings ist der Versuch nicht ganz rein, weil der Äther selbst ein Riechstoff ist und als solcher ungleichartige Ermüdung hervorrufen könnte. Das hat sich aber in den beschriebenen Versuchen nicht geäußert.

Aber selbst, wenn man trotzdem an der, wie eben gezeigt wurde, noch nicht bewiesenen Hypothese einer elektiven Narkosewirkung der Riechstoffe festhalten will, erhebt sich noch immer die Frage, wie es kommt, daß diese Narkosewirkung vorwiegend die zum Einheitsgeruch verbundenen Komponenten trifft. Man könnte den Ausweg versuchen, daß diese Einheit ja eine gestaltmäßige sei und die Narkosewirkung die Gestalt in toto vernichte. Das stößt aber wieder auf folgende Schwierigkeit. Die heteronyme Ermüdung ist nachweisbar eine periphere. Ich habe Herrn Dr. Flössner, der ein sehr gutes Riechvermögen hat, veranlaßt, sich auf der einen Seite durch Ionon zu ermüden. Er roch danach mit dieser Nasenhälfte Reseda nicht mehr, wohl aber noch auf der anderen Seite. Der oben angenommene Gestaltprozeß müßte also in der Peripherie vernichtet werden, er müßte also wohl auch peripher entstehen und nicht erst zentral. In der Peripherie kennen wir aber keine Querverbindungen zwischen den Riechelementen, die als Grundlage für die gegenseitige Beeinflussung der Einzelerregungen angenommen werden müßten. Es bliebe also nur übrig, anzunehmen, daß die Gestalt schon in der Peripherie in jeder einzelnen Zelle entsteht und in den Nervenfasern des Olfactorius schon als solche weitergeleitet wird. Damit aber wären wir mit einer kleinen Modifikation wieder bei der Annahme spezifischer Riechzellen für jeden einzelnen Riechstoff angelangt, die wir oben als unmöglich abgelehnt haben.

Eine andere Hypothese über die sog. Geruchsermüdung hat Backmann[1]) aufgestellt. Er fand nämlich, wenn er sich für eine bestimmte Konzentration eines Riechstoffs (z. B. Amylacetat) bis zum völligen Verschwinden des Geruchs ermüdet hatte, und er dann die Schwelle für den Geruch dieses Stoffes bestimmte, daß die neue Reizschwelle in einem konstanten Verhältnis zu der die Ermüdung induzierenden Konzentration des Riechstoffs stand. Ferner blieb die Reizschwelle, sobald die Ermüdung einmal eingetreten war, gleich hoch, wenn er dann noch länger (bis zu 1 Stunde) den Riechstoff weiter einatmete. Zu letzterem konnte Mitsumoto eine Analogie beibringen. Die Erhöhung der Reizschwelle bleibt konstant, gleichgültig, ob er bloß 50 ccm eines Äther-Luft-Gemisches in die Nase einblies, oder 200 ccm davon in der gleichen Zeit. Nur dauerte im letzteren Falle die Nachwirkung länger. Backmann hat aus seinen Versuchen den Schluß gezogen, daß es sich hier gar nicht um eine Ermüdung handelt, sondern daß der Geruch nur so lange zustande komme, als noch Riechstoff in die Riechzellen eindringe. Sobald innerhalb wie außerhalb der Zellen das dem Verteilungssatz entsprechende Gleichgewicht hergestellt ist und der Riechstoff nicht weiter eindringt, höre der Geruch auf. Die heteronyme Ermüdung sucht Backmann aus Kompensationserscheinungen abzuleiten. Er fand nämlich bei seinen Versuchen, daß die Schwellenkonzentration eines zweiten Riechstoffes nach Er-

[1]) Backmann, E. L.: Hygiea Jg. 79, 1. Teil, S. 885. 1917. Upsala läkaref. förh. N. F. Bd. 22, S. 429 ff. 1917.

müdung für einen vorhergehenden ersten ungefähr jene Konzentration ist, bei der sich beide Gerüche, wenn sie gleichzeitig einwirken, gegenseitig kompensieren. Diese gegenseitige Kompensation erfolgt aber nach Backmann in den peripheren Riechzellen selbst, während Zwaardemaker gerade das Hauptgewicht darauf legt, daß sie zentral vor sich geht, weil sie ja auch bei dichorhiner Darbietung vorhanden ist. Auf Grund dieser Zwaardemakerschen Voraussetzung hat es Komuro für unmöglich erklärt, daß nach völliger Ermüdung für einen Geruch die Kompensation noch eine Rolle spielen könnte. Vielmehr sei sie nur wirksam bei Herabsetzung des Riechvermögens im Beginn der Ermüdung, hier allerdings sehr stark. Endlich ist nach der Hypothese von Backmann, nach der es bloß auf das gegenseitige Verhältnis der Riechstoffkonzentrationen ankommt, nicht leicht zu erklären, warum die Ermüdbarkeit durch Schädigungen des peripheren Apparates so stark erhöht werden kann. Schon Zwaardemaker hatte betont, daß das insbesondere nach Influenza-Anosmien der Fall ist, und ich habe oben bereits auseinandergesetzt, daß die Ermüdbarkeit im Anfang der Rekonvaleszenz, wenn der Geruch eben wiederkehrt, am größten ist. Wie man sieht, ist also das Rätsel der Geruchsermüdung, speziell der sog. heteronymen, durchaus noch nicht endgültig gelöst.

6. Die Lokalisation des Geruchskomplexes.

Reine Geruchsempfindungen werden nicht an eine Stelle in der Nase selbst, sondern, wie v. Skramlik[1]) angibt, in die Gegend der Nasenöffnung verlegt. Man kann aber nicht unterscheiden, ob man sie mit der einen oder der anderen Nasenhälfte riecht. Diese schon E. H. Weber[2]) bekannte Tatsache ist neuerdings von E. v. Skramlik[1]) in eingehenden Untersuchungen bestätigt worden. Im Gegensatz dazu werden, wie schon Nagel (S. 617) betonte, die Nebenempfindungen des Geruchskomplexes tatsächlich, wenn auch nicht sehr bestimmt, an gewisse Stellen der Nasenhöhle lokalisiert. E. v. Skramlik bringt als Ergebnis seiner diesbezüglichen ausgedehnten Versuche das in Abb. 55 reproduzierte Schema, in dem nach größeren Versuchsreihen an Stelle *1* die Lokalisation der begleitenden Geschmacksempfindungen, an Stelle *2* die Kälte-, an Stelle *3* die Stich-, Schmerz-, an Stelle *4* die Wärmeempfindungen in der Übersicht eingetragen sind. Doch gibt es hierin wohl individuelle Differenzen. Wenigstens gibt Nagel bestimmt an, daß er die Geschmackskomponente überwiegend, wenn nicht ausschließlich, an der hinteren Pharynxwand empfinde. Diese Nebenempfindungen treten bei einseitiger Darbietung

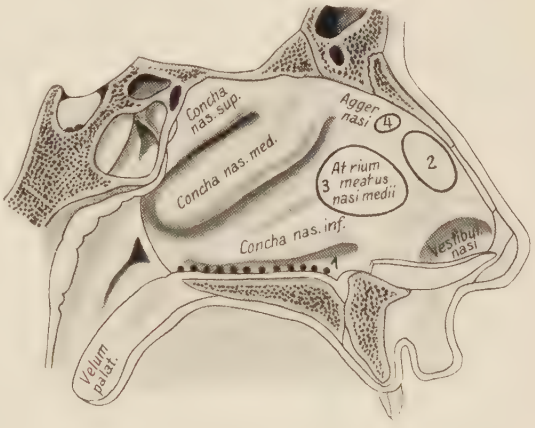


Abb. 55. Nach v. Skramlik.

[1]) v. Skramlik, E.: Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 56, S. 88ff. 1924.
[2]) Weber, E. H.: Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss., Mathem.-physik. Kl. 1852, S. 85, spez. S. 126.

des Riechstoffes stets auf der gleichen Seite auf. Fehlen die Begleitempfindungen, so ist eine Lokalisation des Geruchs nach rechts und links ausgeschlossen.

Wegen dieses Mangels an Lokalisationsvermögen für die reine Geruchsempfindung wird nun diese selbst vielfach dorthin verlegt, wo die Begleitempfindungen hinlokalisiert werden (Nagel, S. 617). Insbesondere deutlich ist dies beim sog. „Geschmack" der Speisen und Getränke, wobei der Geruch ganz unfehlbar in die Gegend der begleitenden Tastempfindungen verlegt wird, also in den Mund und den Schlund, obwohl man ganz genau weiß, daß er in der Nasenhöhle ausgelöst wird. Auch die anfangs erwähnte Lokalisation der reinen Gerüche an den Naseneingang gehört wahrscheinlich hierher, der Geruch wird dorthin verlegt, wo man insbesondere beim Schnüffeln sehr deutlich die Bewegung der Nasenflügel merkt.

Von der Unmöglichkeit, die Geruchsempfindungen in der Nase zu lokalisieren, ist wohl zu unterscheiden die Fähigkeit, die Lage eines Riechstoffes gegenüber dem Kopf zu erkennen oder, anders ausgedrückt, die Richtung, aus welcher der Geruch kommt, festzustellen. Das ist nur möglich mit Hilfe von Kopf- und Körperbewegungen, denn nach dem Gesagten ist eine Lokalisation innerhalb des von Zwaardemaker (s. oben S. 255) bestimmten Riechfeldes bei unbewegtem Kopf unmöglich. Auch darauf hat schon E. H. Weber (l. c.) hingewiesen, und in neuerer Zeit hat Szymanski[1]) diese Fähigkeit genauer untersucht. Allerdings wird sie beim Menschen nur in Ausnahmefällen ausgenutzt, während sie bei manchen Tieren beim Spüren, speziell beim Aufsuchen der Nahrung, von ausschlaggebender Bedeutung ist.

Bedeutung des Geruchssinns für den menschlichen Organismus (Geruchsreflexe und Reaktionszeit).

Da der Weg der Einatmungsluft durch die Nase führt und von hier aus Reflexe auf die Atmung ausgelöst werden können, hat man lange geglaubt, der Geruchssinn sei in erster Linie als Kontrollapparat für die Reinheit der Einatmungsluft von Bedeutung, er sei, wie Bidder[2]) sich ausdrückte, der „Wächter" der Atmung. Indessen teilt er sich hierin mit dem Trigeminus, dessen Reizung hauptsächlich zu den bekannten Atemreflexen führt, und heute ist niemand mehr im Zweifel darüber, daß der Geruchssinn beim Menschen zusammen mit dem Geschmack vor allem dem Verdauungstrakt und seinen Verrichtungen vorgeschaltet ist. Der aus der Vereinigung von Geschmacks-, Geruchs-, Tast- und Temperaturempfindungen entstehende einheitliche „Geschmack" der Speisen und Getränke ist es, der uns bei der Nahrungsaufnahme leitet, die Auswahl treffen hilft, uns vor manchen (nicht allen) verdorbenen Speisen schützt und uns das Wohlbehagen beim Essen verschafft, das so mächtig in den Mechanismus der Verdauung eingreift. Das Nähere darüber wird an anderer Stelle dieses Handbuchs geschildert. Daß uns faulende und verwesende Leichenteile und die Fäkalien widerlich und ekelerregend sind, gehört in die gleiche Reihe als Schutzwirkung vor Unzuträglichkeiten hinein. Daran kann der Umstand nichts ändern, daß, wie Henning (S. 24ff.) ausführt, die Auswahl der einzelnen Speisen und Getränke je nach den Sitten der Völker stark wechselt und unter Umständen selbst diesen natürlichen Widerwillen zu überwinden vermag.

[1]) Szymanski: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 181, S. 310. 1920.
[2]) Bidder, F.: Wagners Handwörterb. d. Physiol. Bd. II, S. 926. 1844.

Eine zweite wichtige Rolle wird dem Geruchssinn gemeiniglich für das Geschlechtsleben zugeschrieben. In der Tat gilt das für viele Tiere. Beim Menschen tritt aber die Mitwirkung des Geruchs am Geschlechtsleben stark hinter dem anderer Sinne zurück. Hagen[1]) kommt in seiner ausführlichen Darlegung dieser Zusammenhänge geradezu zu dem Schluß, der normale Mensch wandle durch die Welt, ohne durch Geruchseindrücke sexuell erregt zu werden. Das geht wohl in der Ablehnung zu weit, jedenfalls aber grenzt starke sexuelle Betonung der Geruchseindrücke schon an Fetischismus [Petit fétichisme beim Type olfactive nach Binet[2])].

Überhaupt erschöpft sich die Bedeutung des Geruchssinns nicht in diesen materiellen Dingen, sondern bezieht sich in ausgesprochener Weise auf das gesamte Gefühlsleben, worüber man im Aufsatz von Henning in diesem Handbuch das Nähere findet. Als allgemeiner Grundzug ist dabei zu betonen die stark lebensbejahende, das Lebensgefühl erhöhende Wirkung der Wohlgerüche. Man muß wohl selbst einmal vorübergehend den Verlust des Geruchs erlebt haben, um diesen Faktor voll zu würdigen. Es ist natürlich möglich, darin mit Hagen (l. c.) ein atavistisches Überbleibsel aus der Vorzeit zu erblicken und darauf hinzuweisen, daß die Bedeutung des Geruchs noch bei unkultivierten Völkern eine viel größere sei als bei den Kulturvölkern, bei denen er durch den viel höherstehende Genüsse vermittelnden Gesichts- und Gehörssinn abgelöst wird. Aber gerade in dieser ganz unbewußt sich aufdrängenden Beeinflussung der Stimmung und des Gefühlslebens könnte sich eben ein tief im Organismus verankerter Rest des primitiven Einflusses des Geruchs auf das Triebleben auch beim Menschen noch äußern.

Nagel (Handb., S. 618) meinte, daß sich die Geruchsnerven in ihrer Wirkung auf das Triebleben mehr den rein reflektorischen Nerven nähern, als den höheren Sinnesnerven. Eigentliche Reflexe sind aber vom Olfactorius nur bei Tieren nachgewiesen worden. Zunächst beobachtete Gourewitsch[3]) an Kaninchen bei stärkerer elektrischer Reizung des Olfactorius regelmäßig Atemstillstand, bei schwächerer Reizung häufig Beschleunigung der Atmung. Nach Arnheim[4]) beeinflußt elektrische Reizung des Lobus olfactorius mit schwachen Strömen beim Kaninchen zunächst bloß die Nasenatmung, erst bei stärkeren Strömen tritt eine Hemmung des Rhythmus der Thoraxatmung hinzu. Die Änderung der Nasenatmung entspricht nach Arnheim genau der Einwirkung scharfriechender Substanzen, z. B. der Essigsäure, auf das Geruchsorgan. Gourewitsch glaubte einen Reflex auf die Atmung vom Olfactorius her in dem Atemstillstand erblicken zu können, den Einblasen von Schwefelkohlenstoff in die Nase nach beiderseitiger Durchschneidung des Trigeminus auslöst. Nach Beyer[5]) tritt aber diese Wirkung genau ebenso nach Durchschneidung des Olfactorius auf, ist also nicht auf einen Reflex von diesem Nerven zu beziehen. Wohl aber fand Beyer selbst, daß manche Riechstoffe, wie insbesondere Xylol, bei erhaltenem Olfactorius und durchschnittenem Trigeminus Atemstillstände auslösen, die bei Tieren mit durchschnittenem Olfactorius ausbleiben. Auf andere Gerüche, speziell auf die balsamischen Gerüche Zwaardemakers (z. B. Veilchenduft, Vanillin), reagierten die Kaninchen mit mehreren beschleunigten Atem-

[1]) Hagen, A.: Die sexuelle Osphresiologie. 2. Aufl. Berlin: Barsdorf 1906.
[2]) Binet, A.: Le fétichisme dans l'amour. 2. Aufl. Paris 1891. Zitiert nach Hagen, S. 84.
[3]) Gourewitsch, A.: Über die Beziehung des Nervus olfactorius zu den Atembewegungen. Dissert. Bern 1883.
[4]) Arnheim, R.: du Bois' Arch. f. Physiol. 1894, S. 42ff.
[5]) Beyer, H.: du Bois' Arch. f. Physiol. 1901, S. 261.

zügen. Dieses Schnüffeln als Reaktion auf den Geruch ist später von Heitzenröder[1]) und Seffrin[2]) als Aufmerksamkeitsreflex zur Untersuchung des Riechvermögens der Hunde verwendet worden. Schon die Versuche von Beyer lassen aber vermuten, daß in diesen Reaktionen Lust- und Unlustäußerungen zum Ausdruck kommen, die sich nicht bloß auf die Atmung, sondern auch auf die Zirkulation und Blutverteilung erstrecken. Noch deutlicher tritt dies bei Versuchen am Menschen hervor. Hier können wir derartige Versuche eigentlich nur noch im Rahmen der Gefühlsäußerungen richtig bewerten, und dabei greifen so viele andere Motive, Geruchsassoziationen usw., modifizierend ein, daß die Verhältnisse ganz verwickelt werden[3]).

Am reinsten und von psychischen Assoziationen noch unbeeinflußt sind die Reaktionen von Säuglingen auf Geruchsreize. Diese sind nach einigen vorhergehenden Versuchen von Preyer[4]) und Kroner[5]), insbesondere eingehend von Garbini[6]), untersucht worden. Preyer hatte aus seinen Versuchen gefolgert, daß schon in den ersten Lebenstagen lust- und unlustbetonte Geruchsempfindungen vorhanden seien und daß die Gefühlsbetonung sodann von Tag zu Tag zunehme. Nach Garbini riecht der Neugeborene in den ersten Stunden nach der Geburt, solange die Nasenschleimhaut noch mit dickem Schleim überzogen ist, überhaupt nichts. Danach folgt eine Periode, in der er wohl auf Substanzen reagiert, die den Trigeminus mitreizen, aber nicht oder höchstens sehr schwach auf rein ekelerregende Gerüche, wie den von Wanzen, faulem Fisch und Skatol. Die Untersuchungsmethode war die, daß die Riechstoffe auf die eine Brustwarze der Amme entweder aufgetragen wurden oder mittels Fließpapier an sie herangebracht wurden. Bei den erstgenannten Stoffen nahmen die Säuglinge die riechende Brust nicht, bei den zuletztgenannten zeigten manche bei genauer Beobachtung schon ein schwaches anfängliches Stutzen, nahmen aber dann die Brust doch. Von der 4.—5. Woche an erkennt der Säugling den Milchgeruch, von der 6. Woche ab unterscheidet er menschliche Milch von Ziegenmilch nach dem Geruch. Vom 2.—3. Monat an wendet sich der Säugling von einer Brust mit Wanzen- oder Skatolgeruch ab, während er eine Brust nimmt, die aromatisch (nach Lavendel, Bergamott, Vanille) riecht. Vom 14. Monat ab reagieren die Kinder auf Gerüche auch mit mimischen Gesichtsbewegungen, zuerst auf ekelhafte Gerüche, später auf den Bocksgeruch der Caprylsäure, zuletzt auf aromatische und balsamische Gerüche. Vom 20. Monat ab werden die mimischen Reaktionen des Kindes je nach dem Charakter des dargebotenen Geruchs verschieden, in einer späteren Periode (im 3. Lebensjahre) schwächen sie sich aber wieder ab. Man darf wohl vermuten, daß nunmehr die assoziativen Einflüsse stärker geworden sind und die primitiven Gefühlsäußerungen wieder mehr zurückdrängen.

Schließlich mögen noch die Versuche angeführt werden, die *Reaktionszeit* für den Geruch zu bestimmen. Vergegenwärtigt man sich die Kompliziertheit des Weges, auf dem die Riechstoffe bis zum Riechepithel gelangen, und die Variabilität ihres Eindringens in die Riechspalte, je nach ihrer Zuführung durch ruhiges, gleichmäßiges Einatmen oder durch plötzliches Schnüffeln, demnach

[1]) Heitzenröder: Zeitschr. f. Biol. Bd. 62, S. 491. 1913.

[2]) Seffrin, L.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 65, S. 493. 1915.

[3]) Ch. Henry (Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 43, S. 443. 1891) fand, daß das Einatmen von Ylang-Ylang, Rosmarin und Wintergrünöl bei ihm und einer anderen Versuchsperson die Größe der Atembewegung im allgemeinen etwas herabsetzte, in einem Falle war sie aber umgekehrt erhöht.

[4]) Preyer, W.: Die Seele des Kindes. Leipzig. 1. Aufl. 1881, 5. Aufl. 1900.

[5]) Kroner, T.: Breslauer ärztl. Zeitschr. 4. Jg. S. 37. 1882.

[6]) Garbini, A.: Arch. per l'antropologia Bd. 26, S. 239. 1896.

die Schwierigkeit (wenn nicht Unmöglichkeit), den eigentlichen Reizmoment festzustellen, so wird man von vornherein keine große Übereinstimmung in den Ergebnissen erwarten. Tatsächlich variieren die gefundenen Werte beim ruhigen Einatmen, je nach dem verwendeten Riechstoff und der Untersuchungsmethode, zwischen 0,2 und 0,8 Sekunden, im Mittel beträgt die Reaktionszeit dabei 0,4 Sekunden[1]). Das sind im Vergleich zu anderen Sinnesempfindungen recht hohe Werte, höher noch als die für den Geschmack (0,16—0,2 Sekunden). Zwaardemaker führt das darauf zurück, daß die Riechstoffe beim ruhigen Atmen in die enge Riechspalte erst durch Diffusion hineingelangen müssen.

[1]) Literatur bei Henning (S. 414—415) und bei Zwaardemaker (Journ. de psychol. Jahrg. 21, S. 800 ff. 1924).

Anhang.

Über die bei Anschwellung und Atrophie der Nasenschleimhaut auftretenden Geruchsstörungen.

Von

C. Zarniko

Hamburg.

Zusammenfassende Darstellungen.

v. Frankl-Hochwart: Die nernösen Erkrankungen des Geschmackes und Geruches. 2. Aufl. 1908. — Henning, H.: Der Geruch. 2. Aufl. 1924. — Zarniko, C.: Die Krankheiten der Nase und des Nasenrachens. 3. Aufl. 1910. — Zwaardemaker, H.: Die Physiologie des Geruchs. (Übers. v. Junker v. Langegg.) 1895.

A. Anschwellung.

Bei Anschwellung der Nasenschleimhaut kann die Riechfähigkeit auf zweierlei Weise leiden. Es können entweder die in der Respirationsluft enthaltenen Duftstoffe durch Verlegung der Riechspalte verhindert werden, an die Riechschleimhaut zu gelangen (*Hyposmia*, *Anosmia respiratoria*); oder es kann die der Anschwellung zugrunde liegende Ursache gleichzeitig die nervösen Bestandteile der Riechschleimhaut (Riechzellen und Nervenfäden) schädigen [*Hyposmia. Anosmia essentialis.* Zwaardemaker[1])] [2]).

Man erinnere sich, daß die Riechzelle den Neuroblasten der mit ihr verbundenen marklosen Riechnervenfaser darstellt, nur daß sie nicht, wie bei den anderen Sinnesnerven, nach der Tiefe verlagert, sondern in der Epitheldecke liegengeblieben ist. Sie ist also gleichzeitig Sinnes- und Ganglienzelle [His[3])]. Die Fila olfactoria sind deshalb nicht mit den übrigen Sinnesnerven auf eine Stufe zu stellen, sie entsprechen vielmehr den Wurzeln derselben, und ein peripherer Nerv im eigentlichen Sinne existiert beim Geruchsorgan nicht. Danach darf man wohl die nervösen Elemente der Riechschleimhaut als äußerst hinfällige, leicht zu schädigende Gebilde ansehen.

Es ist ohne weiteres verständlich, daß die uns beschäftigenden Zustände immer zu einer Herabsetzung oder Aufhebung der Geruchsschärfe führen werden. Ob daneben auch eine vorübergehende Steigerung (*Hyperosmie*) zustande kommen

[1]) Zwaardemaker, H.: Anosmie. Berlin. Klinik H. 26. 1890. — Zwaardemaker, H.: Die Physiologie des Geruchs. (Übers. v. Junker v. Langegg.) 1895.

[2]) Hyposmie und Anosmie sind lediglich verschiedene Grade derselben pathologischen Erscheinung. Es soll deshalb, wenn im folgenden von Anosmie die Rede ist, die Hyposmie stets mitverstanden werden.

[3]) His, W.: Über den Aufbau unseres Nervensystems. Berlin. klin. Wochenschr. 1893, Nr. 40/41.

kann, ist nicht bekannt. Unmöglich wäre sie nicht. Tritt doch vor [ZWAARDEMAKER[1])] und nach [REUTER[2])] der durch Cocainisierung der Riechschleimhaut erzeugten essentiellen Anosmie regelmäßig Hyperosmie ein.

Außer den bisher angeführten rein quantitativen Veränderungen der Riechschärfe sind hier noch qualitative Abweichungen zu erwähnen (*Allotriosmie*, *Parosmie*), auf die wir bald näher eingehen müssen.

Man kann die Schwellungen der Nasenschleimhaut mit Rücksicht auf unser Thema in akute und chronische, in diffuse und circumscripte einteilen.

Von diesen sind in bezug auf Geruchsstörungen die *akuten diffusen* die wichtigsten. Sie sind in der Mehrzahl infektiösen Ursprungs, wie die Schwellungen bei der Coryza, der Influenzarhinitis, den akuten Exanthemen, der Nasendiphtherie; oder sie werden durch chemische Einwirkungen hervorgerufen, wie beim Jodschnupfen, dem Heufieberschnupfen. *Akute, circumscripte Schwellungen* können durch traumatische Schädigungen entstehen, z. B. durch Nasenoperationen, wobei mechanische und unter gewissen Umständen bakterielle Einwirkungen im Spiele sind; ferner durch lokale Einwirkung reizender Substanzen, z. B. Tabakstaub, Staub der Chromsäure und ihrer Salze. *Chronische Schwellungen* kommen hauptsächlich durch Verunreinigungen zustande, die in der Respirationsluft suspendiert sind. An ihnen soll die Riechschleimhaut dank ihrer versteckten Lage im obersten Bezirk der Riechspalte [v. BRUNN[3])] nur sehr selten teilnehmen [ZWAARDEMAKER[4])].

Wir wollen nunmehr die uns beschäftigenden Geruchsstörungen an einigen typischen Beispielen etwas näher betrachten.

Als solche bieten sich für die **akute diffuse Schwellung** die *Influenzarhinitis* und die *Coryza* dar. Beide Affektionen können zusammen abgehandelt werden, denn bei beiden ähneln die Nasenschleimhauterscheinungen einander außerordentlich, nur daß die sogleich zu erwähnenden nervösen Geruchsstörungen bei der Coryza weniger heftig und in ihren Folgen weniger heimtückisch zu sein pflegen als bei der Influenza. Im übrigen wird bekanntlich in den seltensten Fällen von sporadisch auftretenden influenzaverdächtigen Erkrankungen die Diagnose durch die bakteriologische Untersuchung erhärtet, und die ätiologische Bedeutung des PFEIFFERschen Bacillus ist noch keineswegs einwandfrei erwiesen. So kommt es, daß sich die Grenze zwischen den beiden Nasenaffektionen verwischt, daß zahlreiche Fälle von einfacher Coryza als Influenzarhinitiden angesprochen werden und umgekehrt. Deshalb brauchen wir auch in den nachfolgenden Ausführungen den Trennungsstrich nicht allzu ängstlich zu ziehen.

Die Geruchsstörungen bei der *Influenza* hat C. REUTER[2]) auf der ZWAARDEMAKERschen Lazarettabteilung an 22 Soldaten sehr sorgfältig studiert. Es ergab sich dabei Folgendes:

12 von den Kranken boten neben Schleimhautschwellung eine alle Geruchsklassen gleichmäßig umfassende Hyposmie mäßigen Grades dar. Störende Ermüdung des Geruchssinnes machte sich bei der olfactometrischen Untersuchung nicht bemerkbar. Die Stärke der Hyposmie veränderte sich in einigen Fällen konform mit der Stärke der Anschwellung. Danach konnte an der Diagnose *Hyposmia respiratoria* kein Zweifel sein. Möglicherweise

[1]) ZWAARDEMAKER, H.: Die Physiologie des Geruchs. (Übers. von JUNKER v. LANGEGG.) 1895.

[2]) REUTER, C.: Neuritis olfactoria. Arch. f. Laryngol. Bd. 9, S. 147. 1899. (Nachtr. S. 329.)

[3]) v. BRUNN: Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der menschlichen Nasenhöhle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 39. 1892.

[4]) ZWAARDEMAKER, H.: Anosmie. Berlin. Klinik 1890, H. 26.

kam daneben auch das Fieber in Betracht, das nach den Untersuchungen von L. Goldzweig[1]) die Geruchsschärfe herabzusetzen imstande sein soll.

6 Kranke zeigten hochgradige Hyposmie bis zur völligen Anosmie, von der die verschiedenen Geruchsklassen ganz ungleichmäßig betroffen waren. Daneben machte sich rasche Ermüdung des Sinnes[2]) und ein durch den sonstigen Befund nicht erklärlicher Wechsel in der Stärke der Anosmie bemerkbar. In 4 Fällen waren keine Schwellungen nachzuweisen[3]). Diese Befunde rechtfertigten die Annahme einer *essentiellen Anosmie.*

In den übrigbleibenden 4 Fällen konnte die Art der Anosmie nicht sicher bestimmt werden, weil die Stärke der Olfactometer zum Teil nicht ausreichte.

Sollten nach dem Gesagten noch irgendwelche Zweifel an der Existenz nervöser Geruchsstörungen bei den infektiösen Nasenkatarrhen zulässig sein, so müssen sie verstummen angesichts der nun zu besprechenden, des öfteren *im Gefolge der Krankheit auftretenden Geruchsphänomene.*

Da ist zuvörderst *partieller Anosmieen* zu gedenken. Nach Ablauf der akuten Entzündung stellt sich heraus, daß gewisse Duftstoffe gar nicht, andere in verminderter, andere in normaler Stärke wahrgenommen werden[4]).

Sodann kommt es vor, daß manche Duftstoffe vom Kranken anders empfunden werden als früher im normalen Zustande, zuweilen als bekannte, aber andersartige Gerüche, zuweilen jedoch als Gerüche von völlig unbekannter und undefinierbarer Qualität. Überaus interessant ist die Schilderung dieses Zustandes, die F. B. Hofmann[5]) nach Selbstbeobachtung gibt. Er mußte bei den meisten Gerüchen, auch solchen des täglichen Lebens, wenn er etwas roch, immer erst seine Umgebung fragen, was das „in Wirklichkeit" für ein Geruch sei. Einige Gerüche, wie Moschus, Vanillin, mehrere Blumengerüche, wurden zwar richtig gerochen, im übrigen aber bewegte er sich in einer Welt von ihm durchaus neuen, fremden Gerüchen, die er erst ganz allmählich kennen und bis zu einem gewissen Grade voneinander unterscheiden lernte. Ganz Ähnliches berichtet Schirmer[6]) über seine Erkrankung.

Die geschilderten Phänomene werden gewöhnlich den *Parosmieen* zugezählt. Ich[7]) habe vorgeschlagen, sie als *perverse* oder *paradoxe Geruchsempfindungen* (*Allotriosmien*) zu bezeichnen, den Ausdruck *Parosmie* aber auf solche Geruchsempfindungen zu beschränken, die nicht adäquaten Reizungen der Riechschleimhaut durch Duftstoffe der Respirationsluft, sondern inadäquaten inneren Reizungen des nervösen Geruchsapparates, von den Riechzellen bis zu den zentralen Endigungen in der Großhirnrinde, ihre Entstehung verdanken.

Auch solche werden bei den uns beschäftigenden Rhinitiden nicht selten beobachtet.

So berichtet Ónodi[8]) über 3 Beobachtungen an Ärzten. Der eine hatte 3 Tage lang immer Teer und Pech gerochen, der zweite zunächst Schellack, später Schwefel, Knoblauch und Leichen, der dritte 3 Tage lang verfaultes Fleisch, danach Seife und Petroleum. Von

[1]) Goldzweig, Ludwika: Beiträge zur Olfactometrie. Arch. f. Laryngol. Bd. 6, S. 137. 1897.

[2]) Vgl. dazu Zwaardemaker, H. u. Reuter, C.: Qualitative Geruchsmessung. Arch. f. Laryngol. Bd. 4, S. 55. 1896.

[3]) Diese gehören also streng genommen nicht zu unserem Thema.

[4]) Vgl. die Mitteilungen Hofmanns[5]) über die beim Marburger pharmazeutischen Chemiker Ernst Schmidt beobachteten Geruchsstörungen.

[5]) Hofmann, F. B.: Über Geruchsstörungen nach Katarrhen der Nasenhöhle. Münch. med. Wochenschr. 1918, Nr. 49, S. 1369.

[6]) Schirmer: Über Geruchsstörungen nach Katarrhen der Nasenhöhle. Münch. med. Wochenschr. 1918, Nr. 8, S. 214.

[7]) Zarniko, C.: Die Krankheiten der Nase und des Nasenrachens. 3. Aufl. 1910.

[8]) Ónodi, A.: Fälle von Parosmien. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. 1891, S. 69.

2 Patienten Reuters[1]) hatte der eine bei vollkommener Anosmie Parosmieen „von brandigem Charakter", der andere wurde von einem Geruch nach gebrannten Knochen belästigt. Bei einem Kranken Beyers[2]) trat in der Rekonvaleszenz ein starker subjektiver Heugeruch auf, ihm folgte ein fauliger und diesem ein brenzliger Geruch. Ein anderer klagte über intensiven Kaffeegeruch, der bei feuchter Luft am stärksten war.

Ich habe diese Fälle etwas ausführlicher referiert, um auf eine auffällige Erscheinung hinzuweisen: *daß nämlich die Parosmieen so überaus selten eine angenehme Färbung haben.* Die Kranken riechen fast niemals Rosen und Veilchen, aber Fauliges, Kot, Kloakengeruch, Kadaver und ähnliche abscheuliche Dinge, sie leiden an einer Affektion, die man auch als *Kakosmia subjectiva* zu bezeichnen pflegt.

Dieses Verhalten wird noch auffälliger, wenn man an die den Parosmieen analogen Phänomene im Gebiete des Acusticus und des Opticus denkt. Diese sind, abstrakt genommen, meist angenehmer Art (Glockenläuten, Rauschen eines Wasserfalls, Singen eines Teekessels, Vogelgezwitscher; feurige Kugeln, Sternenregen, rosige Wolken u. dgl. m.).

Eine Erklärung dieser Widersprüche habe ich[3]) bereits vor 3 Jahrzehnten gegeben. Ich zeigte, daß die sog. subjektiven Kakosmien in Wirklichkeit gewöhnlich objektive sind, daß nämlich versteckte und unbeachtete eigene Fäulnisherde von den Kranken gerochen werden. Als solche kommen vor allem versteckte Nebenhöhlenempyeme, insbesondere solche der Kieferhöhle, in Betracht; seltener, weil offener liegend und schwerer zu übersehen, stinkende Mandelpfröpfe und cariöse Zähne.

Daraus ergibt sich die Forderung, mit der Diagnose Kakosmia subjectiva sehr zurückhaltend zu sein und sie erst dann auszusprechen, wenn die sorgfältigste Suche nach Fäulnisherden zu keinem Ergebnis geführt hat, wenn eine Kakosmia objectiva also auszuschließen ist. Niemals darf man in solchen Fällen die Durchspülung der Kieferhöhlen verabsäumen, mögen auch sonst keine Symptome vorhanden sein, die auf eine Erkrankung derselben hinweisen.

Viel einfacher als bei den akuten liegen die Verhältnisse bei den **chronischen Schwellungen der Nasenschleimhaut.**

Diese präsentieren sich seltener in diffuser Ausbreitung, so daß auf Applikation anämisierender Mittel (Cocain, Suprarenin) vollkommene Abschwellung eintritt. Die Regel ist vielmehr, daß nach der Anämisierung an einzelnen Stellen, besonders an den hinteren Enden, dem Rande, den vorderen Enden der unteren Muscheln, flache oder halbkugelige oder pilzförmig aufsitzende Verdickungen, sog. Hyperplasieen, zurückbleiben, die auf einer Vermehrung der normalen Gewebsbestandteile, vor allem des Bindegewebes, beruhen, weshalb sie als Fibrome bezeichnet werden müssen. Aber auch diese Gebilde enthalten gewöhnlich zahlreiche Gefäße, besonders kavernöses Gewebe, so daß bei ihnen wechselnder Gefäßfüllung entsprechend ein sehr bedeutender Wechsel des Volumens eintreten kann.

Nach dem Gesagten ist es leicht verständlich, daß der Luftstrom in manchen Fällen (z. B. bei Verdickung der Vorderenden der unteren Muscheln) vorzugsweise bei der Inspiration, in anderen Fällen (z. B. bei Verdickung der hinteren Enden) vorzugsweise bei der Exspiration behindert oder gehemmt werden wird. Und dementsprechend tritt Herabsetzung oder Aufhebung der Riechschärfe in manchen Fällen vorzüglich bei der Einatmung (*Anosmia in-*

[1]) Reuter, C.: Neuritis olfactoria. Arch. f. Laryngol. Bd. 9, S. 147. 1899. (Nachtr. S. 329.)

[2]) Beyer: Über Parosmie. Dtsch. med. Wochenschr. 1904, Vereinsbeil. Nr. 23, S. 866.

[3]) Zarniko, C.: Über Kakosmia subjectiva. S.-A. a. d. Festschr. z. 80jähr. Jubiläum d. ärztl. Vereins zu Hamburg. 1896.

spiratoria), in anderen bei der Ausatmung (*Anosmia exspiratoria s. gustatoria* [Zwaardemaker[1]]) ein.

Kaum jemals zeigt sich, wie bereits erwähnt, bei den chronischen Schwellungszuständen die Riechschleimhaut selbst affiziert. Das erklärt sich aus ihrer versteckten Lage, der es zu verdanken ist, daß sie von den die chronische Schwellung bewirkenden, in der Respirationsluft enthaltenen Schädlichkeiten wenig berührt wird. Wir haben es also bei den chronischen Schwellungen vorzüglich mit *respiratorischen Anosmieen* zu tun. Und wenn die nervösen Apparate in Mitleidenschaft gezogen sind, so ist das gewöhnlich nicht durch die chronische Affektion selbst, sondern durch vorausgegangene akute Katarrhe geschehen.

Übrigens hört man Kranke mit chronischen Nasenkatarrhen sehr selten über Geruchsstörungen klagen. Woran liegt das?

Soeben ist der bedeutenden Schwankungen Erwähnung geschehen, denen die Muschelschwellungen unterworfen sind. Nun sind sehr selten beide Nasenhälften gleichzeitig verstopft; die Regel ist, daß immer die eine Hälfte, bald die rechte, bald die linke, verstopft, und daß die andere frei ist. So können die Düfte wenigstens auf der einen Seite immer an die Riechschleimhaut gelangen und, da diese gesund zu sein pflegt, Geruchsempfindungen hervorrufen.

B. Atrophie.

In diesem Abschnitt soll dargelegt werden, welchen Einfluß übermäßige Weite der Nasenhöhle und die ihr zugrunde liegenden Erkrankungen auf die Wahrnehmung der Gerüche haben.

Nicht selten trifft man Personen mit einer auf Verkümmerung der Muscheln beruhenden, auffallenden Weite der Nasenhöhlen an. Die Nasenschleimhaut ist zwar recht dünn, sieht aber vollkommen normal aus. Abnorme Sekretion fehlt.

Daß diese Verhältnisse, wie man angenommen hat, durch vorangegangene Schleimhautkatarrhe hervorgerufen seien, ist durchaus unwahrscheinlich. Es wird sich vielmehr um reine Entwicklungsanomalieen (Hypoplasieen) handeln, und Katarrhe, die natürlich auch solche Nasenhöhlen befallen können, sind akzidentelle Komplikationen. Die irreführende Bezeichnung „Rhinitis atrophica simplex" wird deshalb besser vermieden.

Über die sonstigen Störungen, die übermäßige Weite der Nasenhöhlen mit sich bringt, ist hier nicht zu sprechen. Was den Geruch anlangt, so verhalten sich derartige Personen nicht anders als solche mit normal gebauten Nasenhöhlen.

Anders, wenn sich zur Hypoplasie Schleimhautkatarrhe gesellen. Das katarrhalische Sekret hat bei zu weiter Nase viel mehr Neigung, einzutrocknen und Krusten zu bilden, als bei normaler Weite. So kommt es, daß die Riechspalte verlegt und verklebt wird und daß als Folge davon eine *respiratorische Anosmie* eintritt. Diese kann durch sorgfältige und schonende Reinigung der Nase (Entfernung des Sekrets und der Krusten) stets beseitigt werden.

Von der einfachen Atrophie des Naseninnern unterscheidet sich die *Ozaena* klinisch dadurch, daß bei ihr ein massiges, dickes, zur Krusten- und Klumpenbildung neigendes, spezifisch übelriechendes Sekret abgesondert wird. Der Foetor ist häufig von einer kaum zu beschreibenden Scheußlichkeit und Stärke, so daß er die Umgebung des Kranken in weitem Umkreise verpestet. Aber —

[1]) Zwaardemaker, H.: Anosmie. Berlin. Klinik 1890, H. 26. — Zwaardemaker, H.: Die Physiologie des Geruchs. (Übers. von Junker v. Langegg.) 1895.

und das ist für unsere Betrachtung wichtig — er wird kaum jemals vom Kranken selbst wahrgenommen, mag er seiner Nachbarschaft auch bis zum Erbrechen lästig fallen.

Dieses Verhalten ist so sehr die Regel, daß es sich diagnostisch verwerten läßt. Man wird kaum jemals fehlgehen, wenn man bei einem Kranken, der es zeigt, Ozaena annimmt; dagegen bei einem solchen, der über einen vom Untersucher nicht wahrzunehmenden üblen Geruch in der Nase klagt, eine Herderkrankung, in erster Linie ein fötides Nebenhöhlenempyem.

Schon allein nach dem Gesagten läßt sich vermuten, daß bei der Ozaena in der Regel eine beträchtliche Anosmie vorhanden ist und daß diese nicht auf respiratorische Störungen, sondern auf Schädigung der nervösen Apparate zurückzuführen ist (*essentielle Anosmie*). Für diese Annahme spricht weiter die Erfahrung, daß die Anosmie unverändert bestehen bleibt, mag man die Sekrete (Krusten und Borken) noch so sorgfältig und schonend entfernen[1]).

Und schließlich bestätigt auch die histologische Untersuchung unsere Annahme. Bekanntlich ist für die Ozaena eine Metaplasie des zylindrischen in Pflasterepithel (das stellenweise Verhornungserscheinungen aufweisen kann) charakteristisch[2]). Ähnliche Veränderungen zusammen mit Degeneration der Riechzellen hat Suchannek[3]) im Riechepithel Ozaenakranker nachgewiesen.

[1]) Das gegenteilige Verhalten, wie es Reuter (Essentielle Anosmie. Arch. f. Laryngol. Bd. 9, S. 343. 1899) beschreibt, muß als seltene Ausnahme angesehen werden.

[2]) Näheres bei Zarniko, C.: Die Krankheiten der Nase und des Nasenrachens. 3. Aufl. 1910.

[3]) Suchannek: Demonstration von Zeichnungen und Photographien von Ozaena vera usw. Ges. d. Ärzte d. Kantons Zürich, 17. Nov. 1891; ref. von Reuter.

IV. Physiologie des Geschmackssinnes.

Von

Emil v. Skramlik

Freiburg i. Br.

Mit 10 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Bidder: Schmecken, in Wagners Handwörterbuch d. Physiol. Bd. III, S. 1. 1846. — v. Vintschgau, M.: Geschmack, in Hermanns Handb. d. Physiol. Bd. III, S. 145. Leipzig: Vogel 1880. — Gley, E.: Gustation. Dict. encycl. des scienc. méd. Bd. IV, Ser. 11, S. 626. 1886. — Marchand, L.: Le goût, Bibl. intern. de psychol. expér., Paris: Doin 1903. — Zwaardemaker, H.: Geschmack, in Ergebn. d. Physiol. Bd. 2 (2), S. 699. 1903. — Vaschide, N.: Goût. Richets Dict. de physiol. Bd. VII, S. 570. Paris: Alcan 1907. — Nagel, W.: Der Geschmackssinn, in Handb. d. Physiol. Bd. III, S. 621. Braunschweig: Vieweg 1905. — Hollingworth, H. L. u. A. F. Poffenberger: The sense of taste. New York: Moffat Yard 1917. — Henning, H.: Physiologie und Psychologie des Geschmacks. Ergebn. d. Physiol. von Asher u. Spiro Bd. 19, S. 1. 1921. — v. Skramlik, E.: Handb. d. Physiol. d. niederen Sinne I. Geruch und Geschmack. Leipzig 1926.

I. Der anatomische Bau des Geschmacksorganes.

1. Das periphere Sinnesfeld.

a) Die Papillen und die Geschmacksknospen.

Ein ausreichend gesichertes Tatsachenmaterial gestattet die Aussage, daß eine Geschmacksempfindung nur durch Vermittlung der Geschmacksknospen zustande kommt. Diese Gebilde haben beim Menschen einen runden Querschnitt, sind etwas höher als breit und weisen oberhalb der Mitte ihre größte Dicke auf. An derjenigen Stelle, wo sie dem Bindegewebe aufsitzen, werden sie schmächtiger; ebenso sind sie nach der Oberfläche hin zugespitzt. Sie sind also in ihrer Form, wie Kallius[1]) bemerkt, weniger mit irgendwelchen *Blütenknospen*, als vielmehr den Stammknospen mancher Holzgewächse, wie z. B. Syringa vulgaris, zu vergleichen. Sie stehen im geschichteten Pflasterepithel, und zwar senkrecht zu dessen Oberfläche. Mit ihrer Basis sitzen sie der bindegewebigen Schleimhaut auf und reichen mit der Spitze nicht ganz bis zu den oberflächlichen Schichten des Epithels. Von ihrer Spitze führt ein feiner Kanal, der Porus gustatorius, bis zu der Oberfläche.

Die Geschmacksknospen werden in großer Menge auf den Papillen gefunden, und zwar den *Circumvallatae*, *Foliatae* und *Fungiformes* der *Zunge*, aber auch

[1]) Kallius, E.: Geruchs- und Geschmacksorgan. In Handb. d. Anat. d. Menschen von K. v. Bardeleben Bd. V, S. 65. Leipzig 1918.

am *weichen Gaumen*, sowie an der hinteren Fläche des *Kehldeckels* [Verson[1])] und der inneren der *Gießbeckenknorpel* [Davis[2])]. Besonders überraschend ist ihr Vorhandensein im *Kehlkopf*. Denn man fragt sich unwillkürlich, welche Bedeutung Sinnesgebilde an Stellen haben, an denen sie, soweit bis jetzt bekannt ist, niemals benutzt werden.

Die Geschmacksknospen finden sich also in der mannigfaltigsten Weise an peripheren Stellen verstreut. Während sich z. B. das der Außenwelt zugekehrte Sinnesfeld des Gesichts auf einem eng begrenzten, individuell keinen Schwankungen unterworfenen Gebiete befindet, liegen beim Geschmack die Verhältnisse ganz anders. Das *Geschmacksorgan* weist im Gegensatz zu allen anderen Sinneswerkzeugen in der *Verteilung* seiner *Empfangsapparate* die größten individuellen Schwankungen auf.

Bei den Papillae vallatae werden die Geschmacksknospen im Epithel der Gräben beherbergt, und zwar in besonders reichem Maße auf derjenigen Seite,

Abb. 56. Papilla vallata vom Menschen. (Nach Schumacher.) Vergrößerung 30 fach. *P. v.* Papilla vallata, *Gr.* Graben, in den der Ausführungsgang einer serösen Drüse einmündet. *W.* Wall, *s. P.* sekundäre (mikroskopische) Papillen, *Gk.* Geschmacksknospen, *s. D.* seröse Drüsen, *m. D.* muköse Drüsen.

die der Begrenzungsfläche der Papille zugewandt ist (s. Abb. 56). Ihre Verteilung ist aber durchaus keine gleichmäßige. Die Entfernung zweier Geschmacksknospen voneinander ist manchmal größer als ihr Querdurchmesser, vielfach aber auch erheblich geringer. Ihre Zahl beträgt nach Gråberg[3]) in einer Papilla vallata etwa 100—150. Doch schwanken die gefundenen Werte erheblich; in einzelnen dieser Papillen finden sich nur 40—50.

An den beiden *Papillae foliatae* ist ihr Vorkommen ebenfalls auf das Epithel der Seitenwände der Schluchten beschränkt, welche die einzelnen Leisten voneinander trennen. Auch hier ist die Verteilung keine gleichförmige. In manchen

[1]) Verson, E.: Beiträge zur Kenntnis des Kehlkopfes und der Trachea. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Kl. I, Bd. 57, S. 1093. 1868.

[2]) Davis, C.: Die becherförmigen Organe des Kehlkopfes. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 14, S. 158. 1877.

[3]) Gråberg, J.: Zur Kenntnis des cellulären Baues der Geschmacksknospen des Menschen. Anat. Hefte Bd. 12, S. 339. 1899.

Schluchten erstrecken sie sich von deren freier Öffnung bis zur Sohle, in anderen nehmen sie nur den mittleren Anteil ein. In der Regel fehlen sie an denjenigen Stellen, wo ein Lymphknötchen bis an die Oberfläche reicht. Mitunter befinden sich hier nur wenige, etwa 3—4, meist aber sehr viel mehr, in ganz extremen Fällen sogar 16—20.

Bei den pilzförmigen Papillen dagegen werden die Geschmacksknospen *nur* an der *freien Oberfläche* gefunden, wo sie den Spitzen der sekundären Papillen aufsitzen. Sie sind hier am spärlichsten vertreten; Schnitte, die parallel der Zungenoberfläche durch das Epithel gelegt werden, lassen in der Regel nur 3—4 erkennen.

Die Dimensionen der Geschmacksknospen beim Menschen sind nach Lovén[1]), Schwalbe[2]), Hermann[3]) und Schaffer[4]) im Durchschnitt 60—80 μ in der Höhe und 40 μ in der Dicke. Sie setzen sich (s. Abb. 57) aus drei *Hauptarten* von *Zellen* zusammen: den Stütz-, Geschmacks- und Basalzellen. Die Stütz- und Geschmackszellen stehen senkrecht zur Schleimhaut, die Basalzellen dagegen liegen horizontal und bilden eine Art Zwischenschicht zwischen der Schleimhaut und der Knospe. Die Stützzellen treten in den verschiedensten Formen auf. Einerseits findet man sehr umfangreiche Bildungen mit einem lichten Protoplasma und großen runden Kern, andererseits schlanke Formen mit einem ausgezackten Rand. Die peripheren Enden der Stützzellen sind abgestumpft und mit einem niedrigen, feingestrichelten Saum versehen, der wahrscheinlich cuticularer Natur ist. Mit diesen Enden schließen sich alle Stützzellen zusammen und umsäumen die sog. *innere Porusmündung*. Es handelt sich darin um das Ende jenes Kanals, durch den die Geschmacksknospe mit der Außenwelt in Verbindung steht.

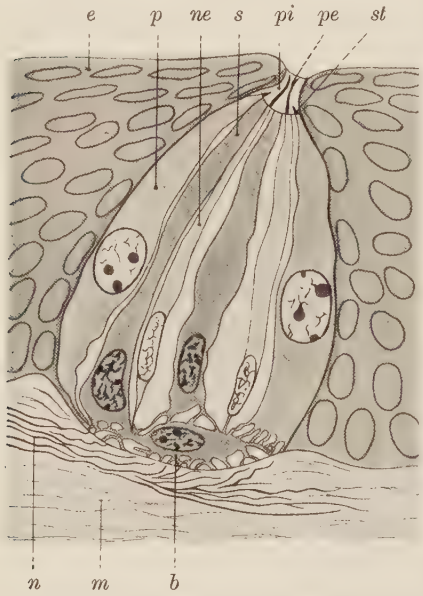


Abb. 57. Schematisches Längsschnittbild einer Geschmacksknospe nach Hermann. *pe* äußerer Geschmacksporus, *pi* innerer Geschmacksporus, *e* Mundhöhlenepithel, *p* Pfeilerzelle, *s* Stabzelle, *ne* Nervenepithelzelle, *st* Neuroepithelstiftchen, *b* Becherzelle, *n* Nervenbündel, *m* Schleimhautstroma.

Der Raum zwischen den Stützzellen wird durch die eigentlichen Sinneselemente, die Geschmackszellen, ausgefüllt. Diese Gebilde haben eine gestreckte, spindelförmige Gestalt. Man kann an ihnen einen dicken, mittleren Teil unterscheiden, der den Kern enthält. Von dem Mittelteil gehen zwei zumeist verschieden lange *Fortsätze* aus. Der *zentrale* endigt mittels einer Verdickung auf einer Basalzelle, der *periphere* reicht bis an den Grund des Porus und trägt an dieser Stelle einen stäbchenförmigen Aufsatz, den Neuroepithelstift, der außerordentlich stark färbbar ist [vgl. v. Ebner[5])]. Daß man die zuletzt beschriebenen Zellen als eigentliche Empfangsapparate für den Geschmack auffaßt, hat seinen Grund darin, daß sie den bei anderen Sinneswerkzeugen beobachteten Sinneszellen sehr ähnlich gestaltet sind. Die *Zahl* der *Geschmackszellen*, die in *einer Knospe vorhanden* sind, ist *außerordentlich verschieden*. Mitunter sind höchstens zwei bis

[1]) Lovén, Chr.: Beiträge zur Kenntnis vom Bau der Geschmackswärzchen der Zunge. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 4, S. 96. 1869.

[2]) Schwalbe, G.: Das Epithel der Papillae vallatae. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 3, S. 504. 1867.

[3]) Hermann, F.: Studien über den feineren Bau des Geschmacksorgans. Erlangen 1887. Sitzungsber. d. bayr. Akad. d. Wiss., Mathem.-phys. Kl. Bd. 18, S. 277. 1888.

[4]) Schaffer, J.: Beiträge zur Histologie menschlicher Organe. IV. Zunge. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Kl. III, Bd. 106, S. 353. 1897.

[5]) v. Ebner, V.: Über die Spitzen der Geschmacksknospen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Kl. III, Bd. 106, S. 73. 1897.

drei vorhanden, häufig finden sie sich aber in der gleichen Zahl wie die Stützzellen, nämlich sechs.

Der *Porus* wird von den obersten, stark abgeplatteten Zellen des Oberflächenepithels gebildet. Seine Längsausdehnung ist zumeist sehr gering; sie kann aber, wie besonders an den Knospen der Epiglottis beobachtet wurde, bis zu einem Drittel der Knospenhöhe betragen. Statt des Poruskanals, der überall den gleichen Durchmesser hat, wurde auch eine Grube beschrieben, die sich unmittelbar über der Knospe befindet, und in die man durch den äußeren Porus gelangt.

Fast unter jeder Papilla circumvallata des Menschen kommen Anhäufungen von *Ganglienzellen* vor; ferner finden sich vereinzelte Ganglienzellengruppen in den Nervenfaserbündeln, die zur Papilla ziehen. Die *Nervenfasern* selbst gelangen unter wiederholter Teilung bis in die subepitheliale Schicht [Ramon y Cajal[1]), Retzius[2]), Jacques[3]) und Lenhossék[4])]. Dort streben sie auseinander und bilden einen äußerst dichten subepithelialen Plexus. Aus diesem steigen zahlreiche Nervenfasern in das Epithel auf.

Ein Teil von ihnen tritt direkt in die Geschmacksknospen ein, zersplittert sich erneut und sendet seine Äste in überwiegender Menge nach der Knospenspitze, in deren Nähe einzelne frei endigen. Die Nervenfasern durchspinnen also das Innere der Knospen in den verschiedensten Richtungen. In der Regel treten nur 2—3 Fasern zu der Knospe, die sich dann erst in zahlreiche Zweige verteilen. Alle diese Äste endigen in der Knospe frei, *ohne irgendwelche Verbindungen mit den Zellen* einzugehen.

b) Die Verteilung der Papillen.

Die Abgrenzung der geschmacksempfindlichen Teile des menschlichen Körpers stieß auf eigenartige Schwierigkeiten. Die Untersuchung muß auf zweierlei Weise erfolgen: 1. mittels anatomisch-histologischer Methoden, indem man nachsieht, wo sich Geschmacksknospen befinden; 2. aber auch auf experimentell-physiologischem Wege, indem man prüft, ob die gefundenen Gebilde auch tatsächlich auf Geschmacksreize ansprechen. Zweifellos sind solche Versuche oft in ganz unzweckmäßiger Weise angestellt worden, indem man die Geschmacksempfindlichkeit auch an Stellen prüfte, wo weder makro- noch mikroskopisch Papillen mit Geschmacksknospen anzutreffen sind.

Solange es sich um die Bestimmung der Geschmacksempfindlichkeit der Zunge handelt, liegen die Verhältnisse für die Untersuchung außerordentlich einfach. Die schmeckbaren Lösungen werden mittels feiner Haarpinsel aufgebracht, wobei dafür Sorge getragen werden muß, daß keine erhebliche Ausbreitung auf benachbarte Zungenpartien stattfindet. Diese ist stets, wenn auch nicht durch direktes Überfließen, so doch durch Diffusion des gelösten Stoffes im *Speichel* möglich, der die Zunge bedeckt.

Bei der Untersuchung der übrigen Anteile der Mundhöhle, des harten und weichen Gaumens, der Wangenschleimhaut und des Zahnfleisches, häufen sich die Schwierigkeiten, indem hier die aufgebrachten Flüssigkeiten leicht abfließen können oder durch eine unbeabsichtigte Bewegung der Gesichts- oder Zungenmuskulatur an Stellen gelangen, die sicher geschmacksempfindlich sind, so daß das Urteil leicht getrübt wird. Jedenfalls müssen bei der Untersuchung dieser Teile der Mundhöhle die Vorsichtsmaßregeln gesteigert werden. Bei der Prüfung der Geschmacksempfindlichkeit der *hinteren Teile des Mundraumes*, der Rachenhöhle und des Kehlkopfes, ergeben sich Schwierigkeiten in besonderem Maße. Hier können Schling- und Würgreflexe, Speichelsekretion, Diffusion und Abtröpfeln der Geschmacksstoffe auf benachbarte Schmeckflächen als Fehlerquellen in die Untersuchung eingehen und zu groben Täuschungen Anlaß geben. Die vielfachen Widersprüche in der Literatur über die Geschmackszonen erklären sich zum Teil aus der unrichtig gewählten Methodik im Aufbringen der Schmeckstoffe, aus ihrer nicht immer richtigen Dosierung und auch aus der oft unzweckmäßigen Wahl der Geschmacksstoffe. An späterer Stelle

[1]) Ramon y Cajal: Pequenas contribuciones al conoscimiento del sistema nervioso. Barcelona 1891.

[2]) Retzius, G.: Die Nervenendigungen in dem Geschmacksorgan der Säugetiere und Amphibien. Biol. Unters. N. F. Bd. 4, S. 19. 1892.

[3]) Jacques, P.: Terminaisons nerveuses dans l'organe de la gustation. Thèse Nancy 1893. Ferner in: Bibliographie anatomique 1893.

[4]) Lenhossék, M. v.: Der feinere Bau und die Nervenendigungen der Geschmacksknospen. Anat. Anz. Bd. 8, S. 121. 1893.

wird noch ausführlich auseinandergesetzt, daß nicht *alle Stellen* des *peripheren Geschmacksfeldes* auf die *Vertreter aller Geschmacksqualitäten* ansprechen.

Wenn sich aber Unterschiede in der Ausdehnung der peripheren Sinnesfläche ergeben, so ist dies nicht immer auf die Methodik allein zurückzuführen. Es beruht dies vielfach auf der *individuell so verschiedenartigen Verteilung der Papillen*, durch die sich eine ganz ungleiche Empfindlichkeit für die einzelnen Qualitäten ergibt. Es bestehen aber nicht nur bei verschiedenen Rassen[1]), sondern auch verschiedenen Individuen beträchtliche Unterschiede in der Ausdehnung des Geschmacksfeldes; selbst beim gleichen Individuum werden zu verschiedenen Zeiten ganz erhebliche Differenzen gefunden, denn mit zunehmendem Alter erfährt das Geschmacksfeld eine merkliche Einengung.

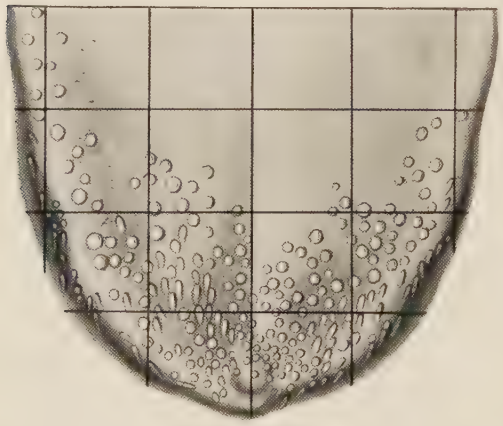


Abb. 58.

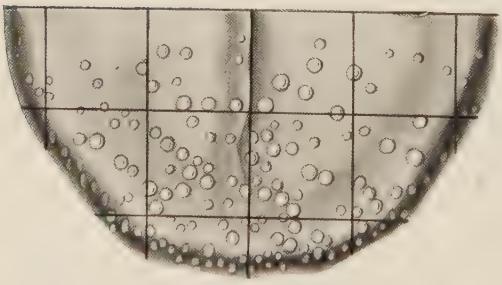


Abb. 59.

Abb. 58 u. 59. Zungen zweier Erwachsener. Die Quadrate der Zeichnungen entsprechen Quadratzentimetern der Wirklichkeit. Man beachte, daß die Papillen an symmetrisch gelegenen Stellen ganz ungleich verteilt und die Verteilung individuell verschieden ist.

Wir können die *individuellen Unterschiede* am leichtesten an der Verteilung der *Papillae fungiformes* der *Zunge* anschaulich darstellen. Diese sind nämlich nicht nur *individuell verschieden angeordnet*, sondern auch bei ein und derselben Person an symmetrischen Stellen in ungleicher Zahl vertreten. So finden sich auf der *Zungenoberfläche* — dies lehren Beobachtungen an verschiedenen Personen — rechts und links von der *Raphe*, die als sagittal verlaufende Symmetrieachse dienen kann, auf gleich großen und von der Mittellinie gleich entfernten Feldern Papillen in wechselnder Zahl. Diese *Unterschiede* sind aber nicht nur an der *Zungenoberfläche* gegeben, sondern auch an den *Rändern*, der *Mitte* und dem *Zungengrunde*. Ausdrücklich sei bemerkt, daß in den beigefügten Abbildungen 58 und 59 nur die *Papillae fungiformes* gezeichnet sind, die sich wegen ihrer lebhaft roten Farbe von der Unterlage gut abheben. Die Zeichnungen erheben natürlich keinen Anspruch auf volle Genauigkeit; die individuellen Unterschiede und Asymmetrien im anatomischen Aufbau sind aber so augenfällig, daß sie leicht wiedergegeben werden können.

Man kann die Papillen auch mit genügender Genauigkeit *zählen*.

Die Bestimmung[2]) erfolgte so, daß man die Papillen auf einem dünnen, geschliffenen Objektträger mit Quadratmillimetereinteilung markierte, welcher auf die vorgestreckte

[1]) Hopf, K. u. D. Edzard: Beobachtung über die Verteilung der Zungenpapillen bei verschiedenen Menschenrassen. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. 12, S. 545. 1910.

[2]) v. Skramlik, E.: Die Lokalisation der Empfindungen bei den niederen Sinnen. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 56, S. 69. 1924.

Zungenspitze aufgedrückt wurde. Der Kopf der Vp. ruht dabei auf einer Kinnstütze. Das Vorhalten der Zunge fällt im Anfang manchmal etwas schwer, wird aber durch Übung begünstigt. Auch kann es dadurch erleichtert werden, daß man die vorgestreckte Zunge mit den Zähnen festhält. Um die Papillen deutlicher zu sehen, wird am besten bei der Aufnahme eine linear zehnfach vergrößernde Prismenlupe benutzt. Zur Wiederholung der Zählung bei derselben Vp. ist erforderlich, daß die Zunge die gleiche Stellung einnimmt. Zur Erleichterung des Auffindens derselben wurden auf der Zungenspitze und den -rändern gewisse Punkte gezeichnet, die man mit entsprechenden Marken auf dem Objektträger zur Deckung brachte. Die große Verschiebbarkeit der pilzförmigen Papillen, die nach den verschiedensten Richtungen umgelegt werden können, bewirkt, daß auf den Quadratzentimeter stets eine wechselnde Zahl zu liegen kommt. Dieses Verhalten ändert wohl etwas an ihrer Verteilung auf den beiden Zungenhälften, aber nichts an der Gesamtsumme. Überdies sind die Schwankungen keine großen; die bei zwei verschiedenen Bestimmungen an der gleichen Zunge gefundenen Zahlen unterscheiden sich voneinander um maximal 10—15%. Die auf der Glasplatte markierten Papillen wurden zum dauernden Festhalten des Ergebnisses auf Pauspapier abgezeichnet und von da auf Millimeterpapier übertragen (s. Abb. 60). Die Auszählung erfolgte in der gleichen Weise, wie sie bei den Blutkörperchen üblich ist; diejenigen Papillen, die sich auf dem linken und oberen Begrenzungsstrich des Quadrates befanden, wurden noch in dasselbe hineingezählt.

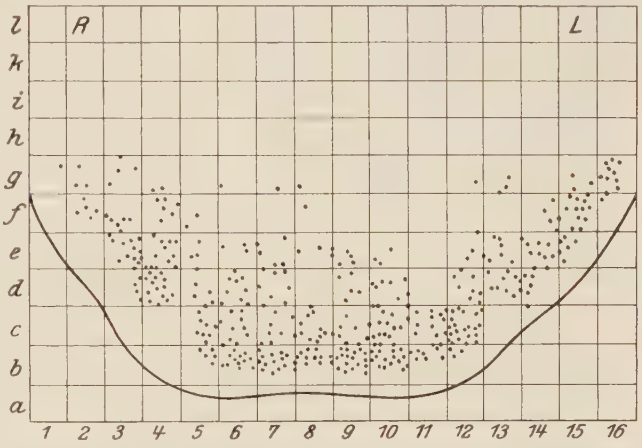


Abb. 60. Darstellung der Papillenverteilung auf der Zungenspitze, wie sie durch Markierung auf einem in Quadratmillimeter eingeteilten, geschliffenen Objektträger gefunden wurde. Ein Quadrat der Zeichnung entspricht 0,25 qcm der Wirklichkeit.

Tabelle 1.

Vp.	Papillenzahl auf der Zungenhälfte	
	rechts	links
1	99	139
3	119	120
7	178	195

Dabei stellte sich heraus, daß die linke Zungenhälfte (s. Tabelle 1) in der Regel mehr Papillen aufweist als die rechte (in einem extremen Fall 139 gegenüber 99). Besonders auffallend ist aber die ungleiche Verteilung an symmetrischen Stellen. Die Ausdehnung der von Papillen freien Zone auf dem Zungenrücken ist ebenfalls großen individuellen Schwankungen unterworfen, worauf schon URBANTSCHITSCH[1]), SCHREIBER[2]), SHORE[3]) und HÄNIG[4]) hingewiesen haben.

[1]) URBANTSCHITSCH, V.: Beobachtungen über Anomalien des Geschmacks, der Tastempfindungen und der Speichelsekretion infolge von Erkrankungen der Paukenhöhle. Stuttgart 1876.

[2]) SCHREIBER: Studien über den Geschmackssinn. Rec. de mémoires sur la philos. offert à Morochowetz en 1892. Moskau 1893.

[3]) SHORE, L. E.: A contribution to our knowledge of taste sensation. Journ. of physiol. Bd. 13, S. 197. 1892.

[4]) HÄNIG, D. P.: Zur Psychophysik des Geschmackssinnes. Wundts philos. Studien Bd. 17, S. 576. 1902.

Gelegentlich finden sich hier, besonders in der Nähe der seitlichen Ränder einzelne versprengte; vielfach ist aber zwischen den Papillae fungiformes der Zungenspitze und den Vallatae des Zungengrundes überhaupt keine vorhanden.

Man sieht, daß die Papillae fungiformes individuell in verschiedener Anordnung vorkommen. Da sie aber die eigentlichen Sinneselemente, die *Geschmacksknospen*, beherbergen, so ist unmittelbar der Schluß gestattet, daß die *Empfangsapparate des Geschmacks individuell verschieden verteilt sind.* Indessen gilt diese Aussage nur mit einer Einschränkung; man muß nämlich hinzusetzen, daß sie nur für den *Erwachsenen* gültig ist. Beobachtungen an *Kindern* haben gelehrt, daß bei diesen die Papillen noch über die ganze Zungenoberfläche verteilt sind, und zwar viel regelmäßiger als beim Erwachsenen. Immerhin kommen auch hier Asymmetrien im anatomischen Aufbau vor, doch sind sie viel weniger aufdringlich (Abb. 61 und 62). Im Laufe des Wachstums gehen offenbar sehr viele Papillen zugrunde. Diese Tatsache steht in guter Übereinstimmung mit dem histologischen Befunde vom Schwunde zahlreicher Geschmacksknospen.

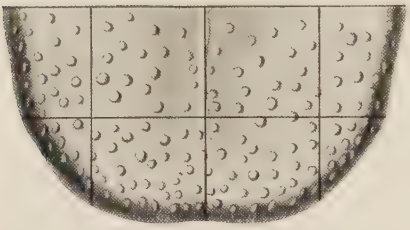


Abb. 61. Zunge eines 5jährigen Kindes. Die Papillen sind viel regelmäßiger über die Zungenfläche verteilt als beim Erwachsenen. Jedes Quadrat der Zeichnung entspricht 1 qcm der Wirklichkeit.

Wenden wir uns nunmehr den physiologischen Feststellungen des Geschmacksvermögens der verschiedenen Teile der Mundhöhle zu, so müssen wir vor allem bemerken, daß die *Lippen, das äußere und innere Zahnfleisch, der Boden der Mundhöhle sowie die Schleimhaut der Wangen keine Papillen* aufweisen und in Übereinstimmung damit von den meisten Physiologen als nicht geschmacksempfindlich bezeichnet werden. Im Gegensatz zu der eigenartigen Angabe von Toulouse und Vaschide[1] [2]) sind natürlich die Zähne nicht geschmacksempfindlich. Urbantschitsch[3]) und Kiesow[4]) bemerken, daß bei Kindern die Wangenschleimhaut gelegentlich auf Geschmacksreize in spezifischer Weise anspricht.

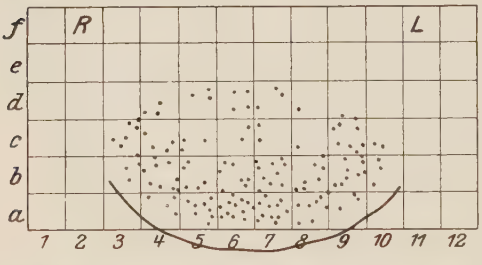


Abb. 62. Darstellung der Verteilung der Papillen auf der Zunge eines 9jährigen Kindes, wie sie durch Markierung auf einem in Quadratmillimeter eingeteilten geschliffenen Objektträger gefunden wurde. Ein Quadrat der Zeichnung entspricht 0,25 qcm der Wirklichkeit.

Von der Zunge, als dem Hauptträger des Geschmacksorgans, weist die *Unterseite* beim *Erwachsenen* sicher *kein Geschmacksvermögen* auf, ebensowenig wie das *Frenulum*. Beim *Kinde* konnte Kiesow[4]) in vielen Fällen an dieser Stelle Geschmacksempfindlichkeit feststellen, was sich mit dem Befunde von *Ponzo*[5])

[1]) Toulouse, E. u. N. Vaschide: Topographie de la sensibilité gustative de la bouche. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 130, S. 1216. 1908.

[2]) Vaschide, N.: Contribution à la psychophysiologie de la cavité buccale. Bull. de laryngol., otol. et rhinol. Bd. 6, S. 15. 1903.

[3]) Urbantschitsch: Zitiert auf S. 311.

[4]) Kiesow, F.: Beiträge zur physiol. Psychologie des Geschmackssinnes. Wundts philos. Studien Bd. 10, S. 329. 1894.

[5]) Ponzo, M.: Intorno alla presenza di organi gustativi sulla faccia inferiore della lingua del deto umano. Anat. Anz. Bd. 30, S. 529. 1907.

deckt, daß diese Teile beim Embryo noch mit Geschmacksknospen ausgerüstet sind.

Dagegen ist die *Oberfläche der Zungenspitze geschmacksempfindlich*, wenn auch nicht für alle Qualitäten in gleichem Maße.

An allen Stellen der *Zungenränder*, an denen sich Papillen mit leistungsfähigen Geschmacksknospen befinden, läßt sich *Geschmacksvermögen nachweisen*. Auf der *Zungenmitte* fehlt es nach den übereinstimmenden Angaben der verschiedensten Autoren beim Erwachsenen völlig. Der *harte Gaumen ist beim Erwachsenen völlig geschmacksunempfindlich*. Ob bei Kindern andere Verhältnisse vorliegen, wie Urbantschitsch und Kiesow[1]) behaupten, muß vorerst dahingestellt bleiben. Jedenfalls ist an diese Möglichkeit zu denken, seit Ponzo beim Embryo an dieser Stelle Geschmacksknospen gefunden hatte.

Auch der *hintere obere Teil* des *weichen Gaumens* besitzt *kein* Geschmacksvermögen. Dagegen scheint festzustehen, daß *der vordere Teil des Gaumensegels* geschmacksempfindlich ist.

Während die Uvula auf Geschmacksreize nicht anspricht, ist der Arcus glossopalatinus bei den meisten Individuen, vor allem Kindern, mit Geschmacksvermögen ausgestattet. Dafür sprechen auch die Beobachtungen von Kiesow.

Valentin sprach schon von einem *Geschmacksvermögen der Epiglottis* und von deren Umgebung; seine Beobachtungen wurden später von Hoffmann[2]), Gottschau[3]), Michelson[4]) und Kiesow[5]) [vgl. auch Wilson[6]) und Bonacher[7])] vollkommen bestätigt. Ebenso ist das *Innere des Kehlkopfes* geschmacksempfindlich, wie aus den Untersuchungen der gleichen Beobachter hervorgeht. Von älteren Beobachtern wurde auch dem *Oesophagus* und der *Trachea* Geschmacksvermögen zugeschrieben. Doch wurden niemals Papillen im Oesophagus gefunden, auch kann man sich mit Leichtigkeit überzeugen, daß der Geschmack der Speisen sofort aufhört, sowie sie geschluckt werden. Daß die *Trachea* keinen Geschmack vermittelt, haben Klaatsch und Stich[8]) an zwei Kranken mit eröffneter Luftröhre direkt nachgewiesen.

Aus allen diesen Angaben geht hervor, daß mit Sicherheit folgende Teile als *geschmacksempfindlich* bezeichnet werden können:

Beim *Erwachsenen*: Von der *Zunge* der *vordere Teil der Oberfläche*, die *Ränder* und *die Spitze*, vom *Zungengrund* die *Gegend der Papillae vallatae und foliatae*, ferner der *weiche Gaumen* und die anschließenden Anteile des *Gaumensegels*, *die Vorderfläche des Arcus glossopalatinus*, die *hintere Rachenwand* in der Höhe der Zungenwurzel, der *Kehldeckel* und Teile im Innern des Kehlkopfes. Das *Geschmacksvermögen der Gaumenmandeln und des Arcus pharyngopalatinus ist noch umstritten.*

[1]) Kiesow, F.: Zur Frage nach den Schmeckflächen des hinteren kindlichen Mundraumes. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 36, S. 90. 1904. — Kiesow, F.: Sulla sensibilita gustativa di alcune parti della retrobocca e dell' epiglottide. Giorn. r. accad. di med. di Torino Bd. 64, S. 497. 1901.

[2]) Hoffmann, A.: Über die Verbreitung der Geschmacksorgane beim Menschen. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 62, S. 526. 1875.

[3]) Gottschau: Über Geschmacksknospen. Biol. Zentralbl. Bd. 13. 1882.

[4]) Michelson, P.: Über das Vorhandensein von Geschmacksempfindung im Kehlkopf. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 123, S. 289. 1891.

[5]) Kiesow, F.: Über Geschmacksempfindungen im Kehlkopf. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 27, S. 80. 1902.

[6]) Wilson, J. G.: The structure and function of the taste buds of the larynx. Brain 1905, 2, S. 339.

[7]) Bonacher, A.: Eine abnorme Stelle für eine Geschmackspapille. Ref. i. Zentralbl. f. Ohrenheilk. u. Rhino-Laryngol. Bd. 16, S. 32. 1918.

[8]) Klaatsch u. A. Stich: Über den Ort der Geschmacksvermittlung. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 14, S. 225. 1857.

Bei *Kindern* besteht noch Geschmacksempfindlichkeit auf der ganzen *Zungenoberfläche*, überdies auf *der Unterseite* der Zungenspitze, dem *harten Gaumen* und wahrscheinlich auch auf der *Lippen- und der Wangenschleimhaut*.

Die Unterfläche der Zunge, das innere und äußere Zahnfleisch, die Wangenschleimhaut, der harte Gaumen, das Zäpfchen, die oberen Anteile der Rachenwand (also die Pars nasalis pharyngis), der Oesophagus und die Trachea besitzen *kein* Geschmacksvermögen.

2. Die Geschmacksnerven.

Physiologen und Anatomen haben sich sehr oft mit der Lösung der Aufgabe beschäftigt, welchen Verlauf die *Geschmacksnervenfasern* vom peripheren Sinnesfeld bis zum Zentralorgan nehmen. Uns, die wir heute über die Ausbreitung des Geschmacksfeldes unterrichtet sind und wissen, daß es nicht in der gleichen scharfen Weise umgrenzt ist, wie z. B. das Sinnesfeld des Gesichts, wird es nicht sonderlich überraschen, daß die *Geschmacksfasern* sich *nicht* zu *einem einheitlichen Bündel* zusammenschließen, sondern sich den *verschiedenartigsten Nerven* anlegen und mit ihnen zum *Gehirn* begeben. Man kann sich allenfalls vorstellen, daß die von der Zunge aufsteigenden Nerven zu einem Bündel vereinigt sind, aber nur sehr schwer denken, daß sich diesen in ihrem weiteren Verlaufe zum Zentralorgan Fasern anschließen, die von den Papillen am weichen Gaumen ausgehen, oder gar von denen, die sich am Kehldeckel und im Kehlkopf befinden.

Die Geschmacksnerven und ihr Verlauf können auf zweierlei Weise ermittelt werden: 1. durch Versuche an Tieren; 2. durch Beobachtungen an Kranken. Mit Hilfe von rein anatomischen Untersuchungen läßt sich nicht sehr viel anfangen, weil zur Zunge mehrere Nerven ziehen, der *Lingualis*, *Glossopharyngeus* und *Hypoglossus*, und sich in ihrem Verlauf vom und zum *Zentralorgan* in mannigfachster Weise aufteilen, wobei mit benachbarten Nervenstämmen Verbindungen eingegangen werden.

Die Versuche an Tieren lassen sich zur Lösung der Frage in zweierlei Weise anstellen. Man kann *erstens* die Nerven durchschneiden, welche mit der Zunge in Verbindung stehen, und hintennach die *Ausfallserscheinungen* beobachten. Man kann aber auch *zweitens* nach Durchschneidung der Nerven mit Hilfe von anatomisch-histologischen Methoden die *Degenerationserscheinungen* an den Nerven selbst, aber auch an den Receptoren beobachten. Es ist nämlich bekannt, daß die Geschmacksknospen nach Durchschneidung der Nerven zugrunde gehen.

Sehr viel mehr, als dies bis jetzt geschehen ist, werden zur Feststellung des Verlaufs und der Tätigkeitsweise von Geschmacksnerven *Beobachtungen am Krankenbett* herangezogen werden müssen. Wenn dieselben mit Umsicht, Genauigkeit und Sorgfalt sowie unter Beachtung aller für die Untersuchung des Geschmackssinnes notwendigen Vorsichtsmaßregeln vorgenommen werden, so steht zu erwarten, daß wir von ihnen viel mehr Gewinn haben als von den Tierversuchen.

Es muß vor allem das Geschmacksvermögen an *sämtlichen* Stellen des *peripheren Sinnesfeldes* geprüft werden, und zwar für *alle* Qualitäten, ferner ist notwendig, sämtliche Symptome, die der Kranke aufweist, genau zu ermitteln, damit mit Sicherheit festgestellt werden kann, welche Nerven erkrankt sind und wo sich der Sitz der Erkrankung befindet. Von besonderer Bedeutung ist die genauere Untersuchung aller leichteren Erkrankungsfälle, die allmählich in Heilung übergehen. Bei diesen hat man Gelegenheit, die Wiederherstellung systematisch zu verfolgen und auch die Leistungen des Geschmacksorgans unter normalen Verhältnissen festzustellen. Geht aber der Fall nicht in Heilung über, so ist auf eine *genaue pathologisch-anatomische* Untersuchung Wert zu legen, damit festgestellt werden kann, durch welche Veränderungen die Ausfallserscheinungen während des Lebens bedingt waren.

Als besonders wichtig ist hervorzuheben, daß die Untersuchungen stets an der gleichen Person vorgenommen werden müssen. Wegen der großen individuellen Unterschiede im Aufbau des Geschmacksorgans sind beim Erwachsenen Vergleiche schon von einer Person auf eine andere nicht mehr statthaft, noch viel weniger aber zwischen Gesunden und Kranken. Durch alle *genauen Beobachtungen an Kranken* werden wir nicht nur zu einer Kontrolle der Tierversuche kommen, sondern es werden sich sicher auch manche wertvolle Winke und Anregungen zur Anstellung neuer Experimente ergeben.

Sehr interessant ist die Geschichte der Auffindung der Geschmacksnerven, die bei v. VINTSCHGAU[1]) ausführlich beschrieben ist. Dieses Kapitel zeigt mit besonderer Eindringlichkeit, wie sich die Erkenntnis der tatsächlichen Verhältnisse ganz langsam Bahn bricht. Alle diejenigen Nerven, von denen wir heute wissen, daß sie Geschmacksfasern enthalten, werden nacheinander als die *alleinigen Geschmacksnerven* angesehen. Die älteren Forscher, bis in die Zeit *nach* HALLER, nahmen in Übereinstimmung mit GALENUS den *Lingualis* als Schmecknerven an. Dann wurden der *Chorda tympani* Geschmacksfasern zugeschrieben und zwar zuerst von BELLINGERI[2]) im Jahre 1818. Einige Zeit später wurde hauptsächlich von MAGENDIE[3]) im Anschluß an die Beobachtungen von FODÉRA[4]) und MAYO[5]) die Ansicht vertreten, daß der *Trigeminus* als alleiniger Geschmacksnerv in Betracht kommt.

Es spielt sich nunmehr der Streit in den folgenden Jahren vorzugsweise darum ab, welcher von den Nervenstämmen Chorda, Trigeminus und Glossopharyngeus der eigentliche *Geschmacksnerv* sei. Offenbar war die Meinung der Forscher von vornherein in irriger Weise beeinflußt. Denn man glaubte, es müsse auf jeder Körperseite nur einen *einzigen Geschmacksnerven* geben, genau so, wie es nur *einen Opticus* und *einen Acusticus* gibt. Damals leuchtete noch nicht ein, daß sich die Geschmacksfasern auf den verschiedenartigsten Wegen vom peripheren Sinnesfeld zum Zentralorgan begeben können.

Die Geschmacksnerven (s. Abb. 63) verlaufen in *auffallend komplizierten Bahnen*, d. h. es gibt *keinen anatomisch einheitlichen Nerven*, der vom peripheren Sinnesfeld zum Zentrum führt und nur aus Geschmacksfasern besteht. Diese schließen sich vielmehr verschiedenartigen Nerven an.

Ein erstes Zentrum auf dem Wege zum Großhirn hat man zweifellos im Kern des Glossopharyngeus in der Medulla oblongata zu erblicken. Hierher gelangen die Geschmacksfasern zum Teil auf der Bahn des Glossopharyngeus direkt, zum Teil auf der des Intermedius, die durch die Angaben Nervus lingualis (ein Zweig des N. mandibularis) — Chorda tympani — Facialis über das Ganglion geniculi oder Nervus lingualis—mandibularis—Ganglion Gasseri—Trigeminus charakterisiert ist. In dem Ramus lingualis des Glossopharyngeus sammeln sich die Fasern von den Papillae vallatae und foliatae und die für die vordere Fläche des Kehldeckels, im Lingualis die Geschmacksfasern der Papillae fungiformes, also der vorderen zwei Drittel der Zunge.

[1]) v. VINTSCHGAU: Zitiert auf S. 306.

[2]) BELLINGERI, C. F.: Dissertatio inauguralis quam publice defendebat in regio Atheneo Anno 1818 die IX maji Augustae Taurinorum.

[3]) MAGENDIE, F.: De l'influence de la cinquième paire de nerfs sur la nutrition et les fonctions de l'œil. Journ. de physiol. expér. et pathol. Bd. 4. 1824. — MAGENDIE, F.: Suite des expériences sur les fonctions de la cinquième paire de nerfs. Lue à l'Acad. des scienc. le 3 nov. 1824. Lehrb. d. Physiol. aus dem Französ. übersetzt von Dr. C. L. ELSÄSSER, Bd. I. 3. Aufl. Tübingen 1834.

[4]) FODÉRA: Recherches expérimentales sur le système nerveux présentées à l'acad. des scienc. le 31 déc. 1822. Extrait. Magendies journ. de physiol. expér. et pathol. Bd. 3, S. 191. 1823.

[5]) MAYO, H.: Note sur les nerfs cérébraux, considérés dans leur rapport avec le sentiment et le mouvement volontaire. Magendies Journ. de physiol. expér. et pathol. Bd. 3, S. 345. 1823.

Der Verlauf der Geschmacksfasern vom Gaumen und Kehlkopf ist noch dunkel. Die ersteren schließen sich wohl den Nervi palatini an und gelangen mit diesen zum Ganglion sphenopalatinum, von dort mit dem Nervus petrosus superficialis major zum Ganglion geniculi des Facialis [Dixon[1])]. Die letzteren treten vielleicht an Vagusfasern heran.

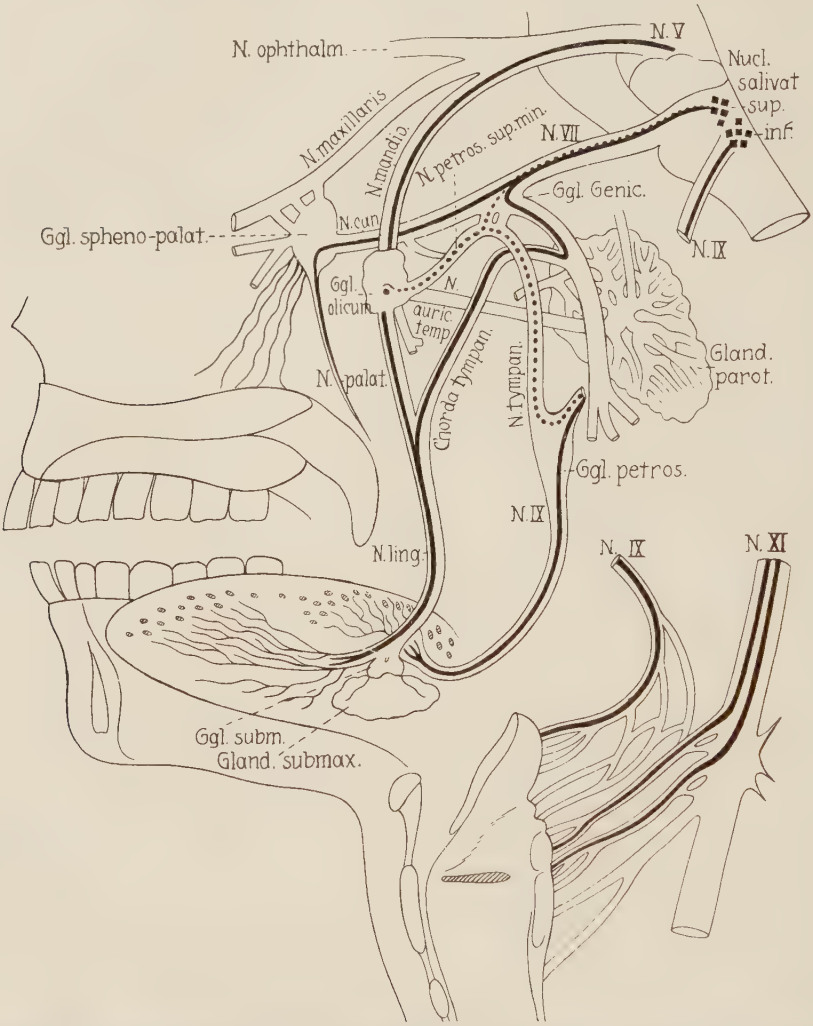


Abb. 63. Schematische Darstellung des Verlaufs der Geschmacksnervenfasern zum Zentrum. Dick ausgezogen sind die durchaus gesicherten Bahnen. Punktiert ist der wahrscheinliche Verlauf von Geschmacksfasern.

Über den Verlauf der Geschmacksbahnen herrscht also keine völlige Sicherheit. Das beruht zum Teil auf der großen Schwierigkeit, anatomisch den Faserverlauf zu entwirren, zum Teil auf der Unzulänglichkeit physiologischer Methodik.

[1]) Dixon, F.: The sensory distribution of the facial nerve in man. Journ. of anat. a. physiol. Bd. 33, S. 47. 1899.

Wir haben uns nun mit denjenigen Untersuchungen zu beschäftigen, durch die der Beweis erbracht wurde, daß auf den angegebenen Leitungswegen die Geschmacksfasern zum Zentrum emporsteigen. Sorgfältige Präparationen der Zungennerven von ZANDER[1]) weisen dem Lingualis und Glossopharyngeus dasjenige Verbreitungsgebiet auf der Zunge zu, auf welches auch die Beobachtungen über Funktionsstörungen hindeuten. Der Lingualis geht zur Schleimhaut der Zungenspitze und des Zungenrandes, nicht aber zum Zungengrund und der Regio foliata, wohin der Glossopharyngeus zieht. Sogar das Hinübergreifen des jederseitigen Lingualis auf die andere Zungenhälfte, das anatomisch festgestellt wurde, findet in den experimentellen Befunden sein Gegenstück. Bei einseitiger Chordalähmung war der Geschmack in einem an die Mitte der Zungenspitze angrenzenden Schleimhautstück nicht aufgehoben, sondern nur geschwächt. Für das Vorhandensein von Geschmacksfasern in der Chorda tympani sprechen neben zahlreichen Beobachtungen über Geschmacksstörungen im Beginn einer Facialislähmung und bei Zerstörung der Chorda selbst namentlich die Möglichkeit, durch Reizung der in der Paukenhöhle freiliegenden Chorda Geschmacksempfindungen auszulösen [KIESOW und NADOLECZNY[2])]. Dabei ist es für den Erfolg gleichgültig, ob die Reizung im Verlaufe oder am zentralen Stumpfe der durchtrennten Chorda erfolgt.

Am häufigsten wird ein saurer oder metallischer Geschmack angegeben, der bei Berührung des Chordastumpfes mit der Sonde auftritt und von prickelnden und stechenden Empfindungen begleitet ist. In einigen Fällen traten auch süße und bittere Empfindungen auf, während der *salzige* Geschmack *nicht* beobachtet wurde.

Im Anschluß an Totalexstirpationen des Ganglion Gasseri wurden von KRAUSE[3]) wiederholt Geschmacksprüfungen angestellt. In einigen Fällen erwies sich die vordere Zungenhälfte der operierten Seite ganz ohne Geschmacksvermögen, in anderen war dieses nur herabgesetzt oder verlangsamt. Diese Erfahrungen lehren jedenfalls, daß häufig Geschmacksfasern im Trigeminus anzutreffen sind. Ob diese den Weg über den Lingualis zum Mandibularis nehmen oder von der Chorda tympani auf komplizierten Bahnen zum Trigeminus abzweigen, ist nicht mit Sicherheit entschieden.

3. Das Geschmackszentrum.

Bezüglich der Lokalisation der Schmecksphäre gestatten die Fälle von zentral bedingter Ageusie keine sicheren Schlüsse. Ein völlig eindeutiges Resultat ist schon mit Rücksicht auf die Verteilung der Geschmacksfasern auf verschiedene Nervenbahnen kaum zu erwarten. Von den meisten Autoren wird der Gyrus hippocampi bzw. das Ammonshorn und speziell der hintere Abschnitt des Gyrus fornicatus als Schmeckzentrum angesprochen [vgl. darüber v. TSCHERMAK[4]) und BECHTEREW[5])].

---

[1]) ZANDER, R.: Über das Verbreitungsgebiet der Gefühls- und Geschmacksnerven in der Zungenschleimhaut. Anat. Anz. Bd. 14, S. 131. 1897.

[2]) KIESOW, F. u. M. NADOLECZNY: Zur Psychophysiologie der Chorda tympani. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 23, S. 39. 1900.

[3]) KRAUSE, F.: Die Physiologie des Trigeminus nach Untersuchungen an Menschen, denen das Ganglion Gasseri entfernt worden ist. Münch. med. Wochenschr. Jg. 42, S. 25. 1895.

[4]) TSCHERMAK, A. v.: Die Physiologie des Gehirns, in Nagels Handb. d. Physiol. d. Menschen Bd. IV, S. 1. 1909.

[5]) BECHTEREW, W.: Über die Lokalisation der Geschmackszentren in der Gehirnrinde. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 1900, S. 195.

II. Die Reize für das Geschmackswerkzeug.

Zum Zustandekommen einer Geschmacksempfindung ist erforderlich, daß *Reize ganz bestimmter Art* das periphere Sinnesfeld treffen. Genau so wie der Geruch ist auch der Geschmack ein *chemischer Sinn*. Es kommen also als adäquate Reize in einer Flüssigkeit lösliche *chemische Stoffe* in Betracht. Als Lösungsmittel für diese dienen unter normalen Bedingungen Wasser oder der Mundspeichel, der allerdings auch hauptsächlich aus Wasser besteht. Zur Erzeugung einer Geschmacksempfindung brauchen daher nicht schon gelöste Stoffe in die Mundhöhle eingeführt zu werden, sondern es können auch feste benutzt werden, deren Lösung erst im Speichel der Mundhöhle erfolgt. Als inadäquate Reize kommen *mechanische, thermische* und *elektrische* in Betracht.

Es ist noch immer einigermaßen umstritten, ob man das periphere Sinnesfeld auf *mechanische Weise* reizen kann. J. Müller[1]) hat sich an verschiedenen Stellen seines Handbuches der Physiologie über diesen Gegenstand ausgesprochen. Nach seiner Ansicht läßt sich die Erregung des Geschmacks durch *mechanische Veränderungen nicht als unmöglich ansehen, trotzdem Druck, Zerrung, Reiben oder Stechen der Zunge nur Empfindungen von seiten des Druck- und Schmerzsinns auslösen.*

Valentin[2]) führt an, daß er bei *starkem Druck* auf die Zunge einen *„alkalischen Geschmack"* vorzugsweise in den vorderen Anteilen wahrnehme. Da es ihm aber in späteren Versuchen nicht gelang, durch Druck auf die Zungenwurzel eine Geschmacksempfindung zu erzeugen, so wurde er an den früheren Angaben irre und nahm sie insgesamt zurück. Wagner[3]) erwähnt in seinem Lehrbuch, daß eine unbestimmt bittere Empfindung mit deutlich bitterem Nachgeschmack auftritt, wenn man die Zungenbasis mit dem trockenen Finger niederdrückt. Dabei macht sich allerdings leicht ein Gefühl des Ekels bemerkbar, und es tritt Würgen auf. v. Vintschgau[4]) konnte diese Beobachtung Wagners an sich bestätigen und erwähnt, daß auch eine weitere Versuchsperson das *gleiche* feststellte, die ganz unbefangen war, also ursprünglich nicht wußte, welche Erscheinungen beobachtet werden sollten. Das Würgen trat stets verhältnismäßig spät auf. Es bedarf nicht der Erwähnung, daß der Finger zuvor gründlich gereinigt wurde. Ich habe diese Versuche wiederholt und muß zugeben, daß man gelegentlich den Eindruck einer gewissen Bitterkeit an der betreffenden Stelle des Zungengrundes erhält. Indessen bin ich durchaus nicht sicher, ob hier nicht Sinnestäuschungen ins Spiel treten, die dadurch bedingt sind, daß man irgendeinen Erfolg erwartet. Auch läßt sich nicht leugnen, daß die *Selbstbeobachtung* durch das *Auftreten* des *Ekels* und von *Würgbewegungen erschwert* wird.

Baly[5]) gab an, daß mit aller Deutlichkeit bald eine saure, bald eine salzige Geschmacksempfindung entsteht, wenn man die Zungenspitze oder die Ränder in der Nähe der Spitze rasch leicht mit dem Finger beklopft, so daß bloß die Papillen gereizt werden. Diese Empfindung dauert manchmal noch einige Zeit an, überdauert also den Reiz. Auch diesen Versuch habe ich mit Hilfe eines Platinstückes, das wohlgereinigt war und durchaus keinen Geschmack aufwies,

[1]) Müller, J.: Handb. d. Physiol. d. Menschen Bd. II. Coblenz 1837.

[2]) Valentin, G.: De functionibus nervorum cerebralium et nervi sympathici. Libri quattuor Bernae et Sangalli Helvet. S. 188.

[3]) Wagner, R.: Lehrb. d. spez. Physiol., 3. Aufl., S. 339. Leipzig 1845.

[4]) v. Vintschgau: Zitiert auf S. 306.

[5]) Baly: Translation of Müllers Physiology, S. 1062, Note; zitiert nach Carpentiers Taste in Todd, The cyclopaedia of anatomy and physiology Bd. IV, Teil II. London 1849.

wiederholt und muß sagen, daß besonders bei vorgehaltener Zunge eigenartige Geschmacksempfindungen auftreten, die als salzigsauer bezeichnet werden können und den Reiz überdauern. Hierbei glaube ich mit *Bestimmtheit* aussagen zu können, daß es sich um *keine Sinnes*täuschung handelt.

Aus allen vorliegenden Angaben dürfte der Schluß zu ziehen sein, daß es *vielleicht doch möglich ist*, auf *mechanische Weise* den *Geschmackssinn* zu *erregen*. Es soll allerdings vollkommen dahingestellt bleiben, ob es sich dabei um eine Reizung der Sinneselemente oder um eine solche der Nerven handelt.

Mit Hilfe von *thermischen Reizen* sind wir dagegen *nicht imstande*, den Geschmack zu erregen. Es liegen bis jetzt wenigstens keine Erfahrungen vor, die dafür sprechen.

Eigentümliche Empfindungen machen sich bei Einwirkung des konstanten *elektrischen Stromes* auf die Zunge bemerkbar, die genauer besprochen zu werden verdienen.

Sulzer[1]) hat 1752 wohl als erster die merkwürdigen Geschmacksempfindungen beschrieben, die beim Anlegen von zwei verschiedenen Metallen an die Zunge auftreten. Er vergleicht sie mit denjenigen, die sich bei Aufnahme einer Eisensulfatlösung in den Mund bemerkbar machen. Dieser Versuch geriet später in Vergessenheit, bis ihn Volta 1792 aufs neue entdeckte.

Volta[2]) erkannte sehr bald, daß die eigenartigen Geschmackswirkungen beim Anlegen von zwei Metallen an die Zunge von einem *elektrischen Strom* herrühren und stellte deshalb Versuche mit der von ihm konstruierten *Säule* an. Er beobachtete dabei, daß an derjenigen Stelle, an der der Strom eintritt, ein säuerlicher Geschmack auftritt, daß dagegen an der Austrittsstelle des Stromes eine Empfindung entsteht, die nicht leicht zu beschreiben ist. Sie wurde von Volta etwa wie alkalisch, scharf herb, dem bitteren ähnlich bezeichnet. Diese Empfindungen dauern solange an, als der Strom geschlossen ist. Zungenbewegungen, die man während dieser Zeit ausführt, sind gänzlich ohne Einfluß, vorausgesetzt, daß dadurch der Kontakt zwischen Zunge und Elektrode nicht aufgehoben wird. Volta hat auch beobachtet, daß die *Geschmacksempfindungen* vielfach mit Empfindungen von seiten der übrigen in der Zunge befindlichen Sinneswerkzeuge, vor allem *Getast* und *Schmerzsinn* kompliziert sind.

Die Angaben späterer Autoren bestätigen die im wesentlichen von Volta beobachteten Erscheinungen. Man kann aber nicht sagen, daß die Versuchsanordnung eine sehr reinliche war. Ungünstig war vor allen Dingen die Anwendung von Metallen als zuleitenden Elektroden, die wie Zink, Silber oder Kupfer in der Speichelflüssigkeit zum Teil löslich sind und beim Durchgang des elektrischen Stromes durch die Ausscheidungsprodukte der Elektrolyse im Speichel angegriffen werden. Als unzweckmäßig ist auch zu bezeichnen, daß die beiden Pole der Zunge *aufgelegt* waren, weil die *Erkennung von Geschmäcken* bei *gleichzeitiger Darbietung* auf *verschiedenen Zungenstellen* selbst bei geübten Personen gewisse *Schwierigkeiten* verursacht. Endlich wurde nicht genügend berücksichtigt, daß die *Empfindlichkeit* für die einzelnen Geschmacksqualitäten an verschiedenen Zungenstellen ungleich ist.

Unter solchen Umständen nimmt es nicht wunder, daß die Beschreibung der Empfindungserfolge die größten Schwierigkeiten verursachte und mit den Beobachtern wechselte. Wir treffen deshalb eine reichliche Auswahl von Bezeichnungen an. Es wurden verwendet Ausdrücke wie stechend, prickelnd, schwach säuerlich prickelnd, bitterlich-metallisch, säuerlich-metallisch, metallisch-bitterlich-säuerlich, wobei Namen für Tast- und Schmerzeindrücke mit solchen

---

[1]) Sulzer, M.: Recherches sur l'origine des sentiments agréables et desagréablés. Troisième partie: Des plaisirs des sens. Histoire de l'académie des sciences et belles lettres de Berlin (année 1752) 1754, S. 356.

[2]) Volta: Collezione dell'opere del cav. Conte Alessandro Volta patrizio comasco Bd. II, Teil I. Firenze 1816.

für Geschmacksempfindungen durcheinander geworfen werden. Es war also vor allem notwendig, die Versuchsanordnung so zu gestalten, daß diese Fehler vermieden wurden. Dies geschah zuerst in den Versuchen von Hermann[1]) und Hofmann und Bunzel[2]).

Zur Zuleitung des Stromes verwendet man am besten *unpolarisierbare Pinselelektroden*, wobei die Pinsel mit gewöhnlichem Leitungswasser getränkt werden. Die Vp. faßt mit einer Hand die eine feststehende Elektrode, während die andere vom Vl. beliebigen Stellen der Zunge aufgesetzt wird. Zum leichteren Verständnis der folgenden Angaben sei hier erwähnt, daß unter einem *einsteigenden* Strom verstanden sein soll, wenn die *Anode*, unter *aussteigendem*, wenn die *Kathode* der Zunge aufliegt; die zweite Elektrode kann dabei jeweils verschiedenen Körperstellen anliegen.

Die Versuche ergaben, daß die Empfindlichkeit verschiedener Individuen sowie desselben Individuums zu verschiedenen Zeiten verschieden ist, daß der *Schwellenwert* zum Auftreten einer Geschmacksempfindung für den *einsteigenden Strom* geringer ist als für den aussteigenden, endlich daß die Schwellen für den *Zungengrund niedriger* liegen als für die *Zungenspitze*. Bei der *Schließung* des *einsteigenden* Stromes tritt eine saure Empfindung auf, die auch oft als „metallisch" sauer beschrieben wird. Bei etwas stärkeren Strömen tritt zu diesem Geschmack ein Brennen an der Zungenspitze hinzu, das sich bei Zunahme der Stromintensität verstärkt und die reine Geschmacksempfindung in den Hintergrund drängt. Bei der *Öffnung* des einsteigenden Stromes wurde, selbst bei langer Schließungsdauer und bei Anwendung starker Ströme, *niemals* das Auftreten einer Geschmacksempfindung beobachtet. Bei *Schließung eines aussteigenden* Stromes tritt sofort ein feines Brennen auf, das von einem schwachen bitteren Geschmack begleitet ist und so lange anhält, als eine Durchströmung der Zunge erfolgt. Bei Öffnung des aussteigenden Stromes wurde ein leicht „metallisch" säuerlicher Geschmack festgestellt, der bei gleicher Stromintensität um so stärker ist, je länger der Strom zuvor geschlossen war. Bemerkenswert ist, daß die *Schwellenwerte des Stromes* für den *Geschmack* bei der *Schließung des einsteigenden* und *Öffnung des aussteigenden Stromes* von *derselben Größenanordnung* sind, wogegen der *Schwellenwert* bei der *Schließung* des *aussteigenden Stromes* ungefähr *zehnmal höher liegt*.

Auf dem Zungengrunde wurden die gleichen Erscheinungen beobachtet wie auf der Zungenspitze; eine gewisse Abweichung zeigte sich nur darin, daß die Geschmacksempfindungen auf dem Zungengrunde von begleitenden Tast- und Schmerzempfindungen frei sind, also reiner vortreten. Außerdem wird auf dem Zungengrund im Geschmack bei Öffnung des aussteigenden Stromes eine *süßliche Komponente* unterschieden, die auf der Zungenspitze nicht mit voller Sicherheit herauszufinden ist. Meist stellt sich im Gefolge dieser Empfindung ein minutenlang anhaltender Nachgeschmack ein, der angenehm süßlich und von der Erregung bei der Stromöffnung durch ein längeres Intervall getrennt ist, währenddessen keine deutliche Geschmacksempfindung auftritt.

Die Anwesenheit einer bitteren Komponente bei der Schließung und einer süßen bei der Öffnung des aussteigenden Stromes wurde nach Lähmung der Geschmacksempfindlichkeit mittels Cocain bzw. Gymnemasäure nachgewiesen. Es sei vorgreifend erwähnt, daß Cocain den Bitter-, Gymnemasäure den Süßgeschmack aufhebt[3]), ohne im wesentlichen die anderen Geschmacksqualitäten zu beeinflussen. Bei der Cocainvergiftung der Zunge gibt es nun ein Stadium, in welchem wohl ein Geschmack bei der *Öffnung*, nicht aber bei der *Schließung* des aufsteigenden Stromes auftritt. Das Gegenteil ist der Fall bei der Vergiftung mit Gymnemasäure. Andere Beobachter, Loubimow[4]), Bordier[5]) Brühl[6]) und Hermann[7]), gelangten im wesentlichen zu den gleichen Versuchsergebnissen wie Hofmann und Bunzel.

[1]) Hermann, L.: Beiträge zur Kenntnis des elektrischen Geschmacks. Nach Versuchen von cand. med. E. Laserstein. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 49, S. 519. 1891.

[2]) Hofmann, F. B. u. R. Bunzel: Untersuchungen über den elektrischen Geschmack. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 66, S. 215. 1897.

[3]) Siehe Kapitel: Einwirkung von Giften auf den Geschmack.

[4]) Loubimow, N.: Der elektrische Geschmack. Nauts obozr. 1896.

[5]) Bordier, H.: Recherches sur les phénomènes gustatifs et salivaires produits par le courant galvanique. Arch. d'électr. méd. 1899, S. 251.

[6]) Brühl, N.: Das Geschmacksorgan und die Geschmacksempfindungen nebst neuen Untersuchungen über die Erregung verschiedener Geschmäcke durch den elektrischen Strom. Natur u. Offenbarung 1903, S. 290.

[7]) Hermann, S.: Nagra undersökninger agaende den elektriske smaken. Upsala läkareförenings forhandl. Bd. 17, S. 130. 1911.

Geben wir nun einen Überblick über die gefundenen Tatsachen, so fällt vor allem auf, daß die Öffnung des einsteigenden Stromes völlig wirkungslos ist, weiter, daß Empfindungen zu verzeichnen sind, nicht nur bei *Intensitätsänderungen*, sondern auch bei Dauerwirkungen des Stromes. Eine weitere wichtige Feststellung ist die Wirkungslosigkeit von *Wechselströmen*.

Wenden wir uns nun der Deutung der Erscheinungen zu, so verdichtet sich das Hauptinteresse bei der Untersuchung des elektrischen Geschmacks auf die Frage, die wohl von A. v. HUMBOLDT[1]) zuerst aufgeworfen wurde, ob die auftretenden Empfindungen auf direkte Reizung der Geschmacksknospen oder -nerven zurückzuführen sind, oder auf die chemischen Umsetzungen, die im Speichel und in den Gewebsflüssigkeiten durch den elektrischen Strom herbeigeführt werden. Bei der Elektrolyse des Speichels als einer salzhaltigen Flüssigkeit werden *primär* an der Anode Cl-, HCO_3-, SO_4-, OH-Ionen, an der Kathode H-, Na-, K-Ionen auftreten. Infolge der *Sekundärreaktionen* sammeln sich aber an der Anode Wasserstoff-, an der Kathode OH-Ionen an, und damit steht durchaus im Einklang, daß bei der Schließung eines *einsteigenden Stromes*, wobei sich also die Anode auf der Zunge befindet, ein saurer Geschmack wahrgenommen wird, der während der Schließungsdauer bestehen bleibt und bei der Öffnung verschwindet. Ebenso ist es mit der elektrolytischen Theorie in Einklang zu bringen, daß man bei aussteigendem Strom eine Bitter- bzw. eine Süßempfindung hat, Komponenten, die in dem Geschmack der Alkalimetalle festzustellen sind. Haben ja auch verschiedene Forscher diesen durch den elektrischen Strom hervorgerufenen Geschmack direkt als *laugenhaft* bezeichnet. Daß die Bezeichnung der Empfindungen keine einheitliche ist, daraus lassen sich dieser Theorie durchaus keine Hindernisse bereiten. Das beruht zum Teil auf der großen Schwierigkeit, Empfindungskomplexe, die bei der Einwirkung des elektrischen Stromes auftreten und durch Getast und Geschmack hervorgerufen werden, in ihre Bestandteile zu sondern. Zum Teil spielt allerdings auch eine Rolle, daß die *Leistungsfähigkeit des Geschmackssinnes individuell* und *örtlich stark wechselt*.

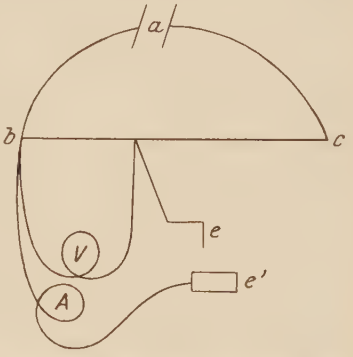


Abb. 64. Schaltung zu den Versuchen von ZEYNEK. *a* Stromquelle, *b c* Gleitdraht (Widerstand zur Stromabzweigung), *V* Voltmeter, *A* Ampèremeter, *e* Drahtelektrode, *e'* Blechelektrode.

Weitere Versuche zur Klärung dieser komplizierten Verhältnisse durch v. ZEYNEK[2]) haben ergeben, daß die Geschmacksempfindung sich mit der *Spannung* des durch die Zunge geschickten Stromes ändert.

In diesen Versuchen wurde der Gleichstrom durch 2 Platinelektroden den geschmacksempfindenden Stellen der Zunge zugeführt. Die eine Elektrode, ein großes, sorgsam platiniertes, mit Sauerstoff beladenes Platinblech, lag der Unterseite der Zunge an. Als zweite Elektrode wurde ein blanker Platinstift benutzt, den man mit seiner Spitze verschiedenen geschmacksempfindenden Stellen der Zungenoberfläche aufsetzen konnte. Der von der Stromquelle gelieferte Strom war in einem Regulierwiderstand (Gleitdraht) geschlossen, von welchem die Ströme abgenommen wurden, die man beim Versuche brauchte. Es war so die Möglichkeit gegeben, kontinuierlich die Spannung des durch die Zunge geschickten Stromes zu variieren, ohne daß der Strom eigens geöffnet werden mußte. Durch eine entsprechende Anordnung der Meßapparate konnte, wie aus Abb. 64 hervorgeht, gleichzeitig die *Spannung* sowie die *Stromstärke* des Stromes bestimmt werden, der die Zunge passierte.

[1]) v. HUMBOLDT, A.: Versuche über die gereizten Muskel- und Nervenfasern usw. Bd. I. Posen u. Berlin 1797.

[2]) ZEYNEK, R. v.: Über den elektrischen Geschmack. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 12, S. 617. 1898.

Eigens soll hervorgehoben sein, daß an der *Blechelektrode keine Geschmacksempfindung* zu konstatieren war. Die Reaktion des Speichels blieb während des ganzen Versuches stets alkalisch.

Solche Versuche ergaben nun in der Tat, daß die Geschmacksempfindung mit der *Spannung* des durch die Zunge geschickten Stromes sich ändert. Man ist also gezwungen, den elektrischen Geschmack als eine elektrolytische Stromwirkung zu deuten. Man erhält, indem man die bei dieser Spannung gefundene Stromstärke mit der jeweiligen Geschmacksempfindung notiert, leicht Bilder von Kurven, die an verschiedenen Stellen Knicke aufweisen. Bei deren Deutung muß darauf Rücksicht genommen werden, daß durch den galvanischen Strom, solange seine elektromotorische Kraft noch nicht die zur Abscheidung eines Ions erforderliche Höhe erreicht hat, bereits Konzentrationsänderungen in der Umgebung der Elektroden eingetreten sind. Bei den Knickstellen der Kurven, welche den Beginn der Ausscheidung eines weiteren Ions bedeuten, sind die ausgeschiedenen Substanzmengen noch zu gering, um wahrgenommen zu werden. Lag die Kathode der Geschmacksfläche an, so entstand bei der Spannung von 0,7 Volt eine unbestimmte, bei 1,5 Volt eine herbe, ein „wenig alkalische", bei 2 Volt eine deutlich laugenhafte Empfindung. Etwa bei 1,08 Volt lag der Zersetzungspunkt der Hydroxylionen, bei 1,45 Volt derjenige der Kaliumionen. Entsprechend waren die Verhältnisse beim Auflegen der Anode auf die Zunge. Besonders bemerkenswert ist, daß die Stromstärken bei den Zersetzungsspannungen mit den schon früher gefundenen Schwellenwerten des Stromes zum Auftreten einer Geschmacksempfindung übereinstimmen. Diese Versuche sprechen durchaus für die elektrolytische Theorie.

Zusammenfassend kann man also sagen, daß der *elektrolytischen Theorie des „elektrischen" Geschmacks keine der beobachteten Tatsachen widerspricht:* daß bei Anwendung des elektrischen Stromes nicht gleichzeitig auch eine direkte Reizung der Endorgane stattfindet, kann aber vorerst weder bewiesen, noch widerlegt werden.

III. Die Mechanik des Schmeckens.

Unter normalen Bedingungen kann eine Geschmacksempfindung nur dann ausgelöst werden, wenn Stoffe bestimmter Art mit den Endigungen im peripheren Sinnesfeld in Berührung kommen. Auf welche Weise dies geschieht, ob die Zunge als Hauptträger des Geschmacksfeldes dabei ruhig gehalten oder bewegt wird, ist vollkommen gleichgültig. Es gibt aber einen *sprachlichen Unterschied* in der Bezeichnungsweise der Art der Erzeugung einer Geschmacksempfindung, denn es kann sich das *Sinnesfeld* dabei *rein passiv* verhalten oder sich *gewissermaßen aktiv* daran beteiligen, indem es durch Wirksamkeit von Muskeln verlagert wird. Wir benutzen für den letzteren Vorgang den Ausdruck „Schmecken".

Unter „Schmecken" im engeren Sinne wird also derjenige Vorgang verstanden, der sich z. B. bei der gewöhnlichen Nahrungsaufnahme abspielt. Er besteht darin, daß die in den Mund eingeführte Speise oder Flüssigkeit vorwiegend durch Zungenbewegungen allmählich über die gesamte schmeckende Oberfläche mit Ausnahme der Kehlkopfschleimhaut verteilt wird.

Durch die Bewegungen kommen die Speisen mit einer großen Anzahl von Papillen, richtiger ausgedrückt *Geschmacksknospen*, in Berührung, wodurch die Intensität der Empfindung erheblich gesteigert wird. Ein vorübergehendes Stocken des Speisebreies begünstigt zweifelsohne den Vorgang des Schmeckens,

da die Schmeckstoffe an der gleichen Stelle längere Zeit verweilen. Eine solche Stagnation tritt besonders leicht zu beiden Seiten des Zungengrundes ein, wo sich eine große Zahl von Sinneselementen in den Papillae vallatae bzw. foliatae findet. Sie wird ferner durch die Gräben um die Papillae vallatae sowie durch die Furchen zwischen den Blättern der Papilla foliata bewirkt. Solche Einrichtungen fehlen bei den pilzförmigen Papillen. Daher ist es verständlich, daß Geschmackseindrücke im *hinteren* Teil der Zunge viel länger anhalten als im *vorderen*. Für das Schmecken mit Hilfe der Papillae fungiformes mag es dagegen von Vorteil sein, daß sie so leicht passiv beweglich sind und an ihrem Stiele nach verschiedenen Seiten umgelegt werden, also in der Schmeckflüssigkeit sozusagen hin und her geschwenkt werden können.

Genau so wie der Geschmack von Speisen und Getränken leichter wahrgenommen werden kann, wenn das Sinnesfeld bewegt wird, so ist auch das Erkennen von Geschmacksstoffen im Experiment erleichtert, wenn Bewegungen der Zunge gestattet sind.

Für die Bedeutung des Anpressens schien hauptsächlich der Versuch von Raspail[1]) zu sprechen, daß das bloße Eintauchen der Zungenspitze in eine Schmecklösung nicht genügt, einen Geschmackseindruck auszulösen.

Für das Wahrnehmen von Substanzen mit sehr ausgeprägter Wirkung auf den Geschmackssinn sind die Zungenbewegungen *nicht* erforderlich. Man kann sich von dieser Tatsache leicht überzeugen, wenn man die konzentrierte Lösung eines Süßstoffes in den Mund nimmt und die Zunge völlig ruhig hält. Man wird nach einiger Zeit einen deutlichen Süßeindruck erleben.

Nicht außer acht zu lassen ist, daß durch die Zungen- und Kaubewegungen die Absonderung des Speichels begünstigt wird. Auf der Zunge befindet sich stets eine Schicht von Mundspeichel, der auch die Höhlungen der Papillen sämtlich ausfüllt. Wir *schmecken* unter den gewöhnlichen Verhältnissen *stets* in *Gegenwart von Speichel*. Nur wenn wir die Zunge längere Zeit vorstrecken und gehörig abtrocknen, können wir bis zu einem gewissen Grade annehmen, daß der Speichel vollkommen entfernt ist. Wenn wir einen festen Geschmacksstoff oder eine Geschmackslösung in den Mund einbringen, mengt sich ihr eine gewisse Menge von Speichel bei, und zwar kommt zu der Flüssigkeit, die sich bereits im Munde befindet, neue hinzu, die während der Zeit des Belassens der schmeckenden Lösung in der Mundhöhle abgesondert wird. Der Speichel dient also zum Auflösen von Stoffen, die im festen Zustande in die Mundhöhle gebracht werden, und vermittelt uns auf diese Weise deren Geschmack. Die Menge der sezernierten Flüssigkeit hängt in erster Linie von dem Geschmack der eingeführten Substanz ab. Auf wohlschmeckende ergießt sich unter sonst gleichen Verhältnissen mehr Speichel als auf Substanzen mit schlechtem Geschmack.

Gertz[2]) hat sich die Frage vorgelegt, von welchen Faktoren die Speichelabsonderung bei Darbietung von Schmeckproben abhängt. Er experimentierte mit Coffein und Theobromin. Der Zufluß des Speichels hat sich von der *Menge* der eingeführten Probe und ihrer *Konzentration* als *unabhängig* erwiesen. Dies besagt, daß es völlig gleichgültig ist, ob 2,7 oder 21,4 g einer 0,1proz. Lösung eingenommen und durch 10 Sekunden im Munde belassen werden. Ebenso ist es gleichgültig, ob man 10 g einer 0,5 proz. oder 0,001 proz. Schmecklösung durch 10 Sekunden im Munde beläßt.

Von einer gewissen Bedeutung scheint dagegen die *Applikationsdauer* zu sein. Daß auf die gleiche Probe *mehr* Speichel ergossen wird, wenn man sie 30 Sekunden im Munde

[1]) Raspail: Das Organ des Geschmacks. Frorieps neue Notiz. Bd. 5, S. 159. 1838.
[2]) Gertz, E.: Untersuchung über die Reizschwellen des Coffeins und Theobromins. Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 44, S. 129. 1923.

hält als nur 2 Sekunden, ist ohne weiteres klar. Es besteht aber durchaus keine Proportionalität zwischen Darbietungsdauer und zugeflossener Speichelmenge (s. Tabelle 2).

Tabelle 2.

Abhängigkeit der zugeflossenen Speichelmenge *d* von der Darbietungsdauer *D* der Schmeckprobe.

D	*d*
2 Sekunden	0,46 g
5 „	0,68 „
10 „	0,69 „
15 „	0,69 „
20 „	0,78 „
25 „	0,95 „
30 „	1,14 „

Beläßt man die gleiche Menge einer und derselben Probe einmal 5 Sekunden, das andere Mal 30 Sekunden im Munde, so fließt im zweiten Fall nicht etwa die 6 fache Menge Speichel zu, sondern nur die 1,7 fache. Bemerkenswert ist, daß bei einer Darbietungsdauer der Probe zwischen 5 und 15 Sekunden die zugeflossene Speichelmenge stets die gleiche ist und 0,68 g beträgt.

Von einem gewissen Einfluß scheint auch die *Dauer der Pausen* zu sein, die man zwischen zwei Proben einschaltet (s. Tabelle 3).

Tabelle 3.

Abhängigkeit der zugeflossenen Speichelmenge *d* von den Pausen zwischen zwei Darbietungen *t*.

t	*d*
5 Sekunden	0,29 g
10 „	0,35 „
20 „	0,45 „
30 „	0,53 „

Zu der gleichen Probe fließen also bei 30 Sekunden Pause 0,53 g bei Speichel, bei einer Pause von 5 Sekunden nur 0,29 g. Die Verdünnung der Schmeckprobe mit Speichel darf nach diesen Untersuchungen niemals außer acht gelassen werden: Bei *Nichteinhaltung der gleichen Darbietungsdauer* der Proben und *gleicher Pausen* zwischen je zwei Proben können sich durch ungleiche Verdünnung der Darbietungen beträchtliche Fehler in den Gang der Untersuchung einschleichen.

Beim Schmecken hat der Speichel im wesentlichen dreierlei Bedeutung: 1. die eines Lösungsmittels; 2. die einer Flüssigkeit, die zum Verdünnen verwendet wird; 3. die einer Flüssigkeit bestimmter Zusammensetzung, die den Geschmack eines Stoffes zu beeinflussen vermag.

Durch seinen Gehalt an Bicarbonaten, freier CO_2 (bis zu 22 Vol.-%) und Eiweiß ist der Speichel als eine *Pufferlösung* zu betrachten. Dies besagt, daß er sich gegenüber *Säuren* als *Base*, gegenüber Basen als *Säure* verhält, und daß deshalb die Reaktion und damit auch der Geschmack einer in den Mund eingeführten Schmecklösung geändert werden kann.

Wenn sich also der Geschmack einer Probe bei längerem Verweilen im Munde ändert, so kann dies auf die *Verdünnung durch den Speichel* zurückzuführen sein, wenn die *Intensität des Geschmacks* nachläßt, oder aber auch auf *Reaktionen zwischen Schmecklösung und Speichel*, wenn der *Geschmack* eine *qualitative Veränderung* erfährt.

IV. Die physikalischen und chemischen Eigenschaften der schmeckbaren Stoffe.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß der *Geschmack* durch die *chemische Natur der einwirkenden Stoffe* beeinflußt wird, und zwar durch Substanzen, die in der Mundflüssigkeit wenigstens in Spuren löslich sind. Dabei scheint es gar nicht erforderlich zu sein, daß die Lösung des betreffenden chemischen Körpers unmittelbar in Wasser vor sich geht; es können auch Substanzen eine Geschmackswirkung ausüben, die nur in Alkohol löslich sind. So berichtet Cohn[1]), daß der Geschmack von Jodoform und Trinitrobenzol zum Vorschein kommt, wenn sie in verdünnter alkoholischer Lösung geprüft werden.

[1]) Cohn, G.: Die organischen Geschmacksstoffe. S. 40. Berlin 1914.

1. Die physikalischen Eigenschaften.

Wir können nun als eine sehr wichtige Regel hinstellen: eine Substanz muß in Wasser löslich sein, um eine Geschmackswirkung auszuüben. Der Satz läßt sich aber durchaus nicht umkehren, denn nicht alle wasserlöslichen Stoffe wirken auch schon auf den Geschmack ein.

Wenden wir uns nunmehr der Besprechung des ersten Teiles dieser Regel zu, so ist zu sagen, daß alle in Wasser *völlig unlöslichen* Stoffe, wie *Gold* und *Platin* tatsächlich *geschmacklos* sind. Man erlebt also niemals auch nur die geringste Geschmacksempfindung, wenn man an einem wohlgereinigten Gold- oder Platinstück leckt. Verwendet man aber zu diesem Versuche andere Metalle, wie z. B. Kupfer, Silber, Eisen oder Metallegierungen, so erlebt man mit der Zeit einen Geschmack, weil diese Stoffe durch die im Speichel enthaltenen Salze angegriffen und in wasserlösliche Verbindungen übergeführt werden.

Ein in Wasser löslicher Stoff vermittelt zumeist eine Geschmacksempfindung. Es sei hier der zahlreichen anorganischen Salze, der Säuren und Basen und der vielen organischen Verbindungen gedacht. Daß aber die Löslichkeit eines Stoffes in Wasser allein zur Hervorrufung einer Geschmacksempfindung noch nicht genügt, dies lehren zahlreiche Fälle. Wir kennen z. B. eine ganze Anzahl von Gasen, wie O_2, H_2 und N_2, die in ausreichenden Mengen in die Mundflüssigkeit aufgenommen und trotzdem nicht geschmeckt werden. Weiter wird von zahlreichen Aminosäuren berichtet, daß sie *keinen Geschmack* aufweisen (vorwiegend β-Aminosäuren). Bemerkenswert ist, daß der *Grad der Löslichkeit* einer Substanz in Wasser und die *Intensität* der durch sie erzeugten Geschmacksempfindungen einander durchaus nicht parallel gehen. So ist z. B. *Saccharin* in *Wasser weniger leicht löslich* als *Rohrzucker* oder *Glucose*, und schmeckt doch erheblich süßer.

Daß *ionendisperse* Körper einen Geschmack besitzen, davon kann man sich leicht an den anorganischen Salzen und Säuren überzeugen. Ebenso schmecken zahlreiche *molekulardisperse* Verbindungen. Noch vollständig ungeklärt ist aber die Frage, ob ein Körper, um als Geschmacksreiz zu wirken, ionen- oder *molekulardispers* sein muß, oder ob der *Verteilungsgrad*, der als *kolloider* bezeichnet wird, nicht auch ausreicht. Es wurde nämlich bisher stets darauf hingewiesen, daß das Fehlen des Geschmacks bei Eiweißkörpern auf ihren *kolloiden Zustand* zurückzuführen ist.

2. Die chemischen Eigenschaften.

Wenn ein *Stoff* als *Geschmacksreiz wirken* soll, so muß er in *Wasser löslich* sein, er muß aber auch noch in bestimmter Weise mit den *Geschmacksknospen reagieren* können. Über die Art der Wirkung dieser Stoffe auf die Sinneszellen sind wir nur höchst unvollkommen unterrichtet und vorerst nur auf Vermutungen über den Gang der Dinge angewiesen. Eine bedeutende Rolle scheint die *Adsorption* zu spielen[1]), also derjenige Vorgang, bei dem eine Veränderung der Konzentration in der Oberflächenschicht einer Lösung stattfindet. Von dieser wird noch an anderer Stelle ausführlich die Rede sein.

Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß der Geschmack eines Körpers, genau so wie der Geruch und die pharmakologische Wirkung von seiner *Konstitution* abhängig ist. Über den Zusammenhang zwischen Geschmack und Konstitution können wir aber vorerst keine allgemeingültigen Regeln aufstellen, die es uns gestatten, mit aller Sicherheit aus dem *chemischen Aufbau* eines *Stoffes* seinen *Geschmack* vorauszusagen.

Die Verhältnisse liegen aber auf diesem sinnesphysiologischen Gebiete insofern einfacher als z. B. beim Geruch, weil durch eine Reihe zum Teil *sehr ver-*

[1]) Vgl. S. 337ff.

schiedenartig gebauter Körper durchaus die *gleichen Empfindungen* hervorgerufen werden. Man könnte also aus deren Bau einen gewissen Schluß auf diejenigen *Gruppen* oder diejenige *Gruppenanordnung* ziehen, die für eine bestimmte Geschmacksqualität verantwortlich gemacht werden kann. Doch bedeutet die Einführung einer Gruppe in ein Molekül, dies sei gleich an dieser Stelle erwähnt, stets eine tiefgreifende Veränderung, die sich oft weniger in seinem Bau, als vielmehr in seinen sonstigen Eigenschaften, wie Löslichkeit, Reaktionsfähigkeit mit den Sinneszellen u. a., bemerkbar macht.

Auch auf diesem Gebiete haben die *Chemiker* ein ganz gewaltiges Stück Arbeit geleistet, indem sie eine große Anzahl von Körpern, die nicht leicht in den Handel kommen, auf ihren Geschmack untersuchten. Viele dieser Angaben, die von sinnesphysiologisch weniger Geschulten gemacht wurden, haben natürlich nur einen sehr begrenzten Wert, weil *Wirkungen* auf den *Geschmackssinn* mit denen auf *andere Sinneswerkzeuge zusammengeworfen werden.* Dies geht schon aus der Bezeichnungsweise „stechender, brennender, kühler Geschmack" mit Deutlichkeit hervor. Meist fehlen auch alle Angaben, in welcher *Konzentration der Stoff* und *welche Mengen* davon in die Mundhöhle gebracht wurden, und welche Zeit die sinnliche Prüfung gedauert hat. Endlich wird nur selten gesagt, ob sich irgendwelche *Nachempfindungen* nach *vollständiger Entfernung* des Stoffes aus dem Munde bemerkbar gemacht haben. Hat der Körper einen bestimmten ausgeprägten Geschmack, so ist unbedingt notwendig, diesen mit einem Vertreter des bitteren, salzigen, sauren und süßen Geschmacks zu vergleichen und auf diese Weise zu bestimmen, ob es sich dabei um einen *einheitlichen* oder um einen *Mischgeschmack handelt.*

Bevor man jedoch an einen solchen Vergleich herangehen kann, muß man sich überzeugen, daß die Stoffe, die der geschmacklichen Beurteilung unterworfen werden, in *möglichster Reinheit* zur Verfügung stehen. Diese genügt, soweit es sich um die Befreiung von allen Verunreinigungen handelt, die auf chemischem oder physikalischem Wege erzielt werden kann, durchaus nicht immer für den Geschmack. Denn wir besitzen in diesem einen äußerst empfindlichen Sinn, mit dessen Hilfe wir noch die Anwesenheit von Stoffen feststellen können, die sich dem chemischen Nachweis entziehen.

A. Geschmacksähnlichkeit und chemische Zusammensetzung.

Bevor wir uns der Besprechung der *Feinheiten* im Aufbau bei den Geschmacksstoffen zuwenden, müssen sie vom chemischen und sinnesphysiologischen Standpunkt aus gesichtet sein. Von vornherein könnte man nämlich denken, daß *gleichartig* oder *ähnlich gebaute Körper* auch *gleichartig oder ähnlich schmecken.* Das ist im allgemeinen aber nur selten der Fall. Es gibt viel mehr Stoffe, die gleich schmecken, trotzdem sie verschieden gebaut sind, und solche, die verschieden schmecken, trotzdem sie nahezu den gleichen Bau aufweisen, als Körper, die bei annähernd dem gleichen Bau den gleichen Geschmack aufweisen.

Von *Chemikern* ist *genau* so wie beim *Geruch* bei gleich oder ähnlich schmeckenden Stoffen von einer *Analogie* des *Geschmacks* gesprochen worden, wenn sie *chemisch verschiedenen Gruppen* angehören, und von einer *Homologie des Geschmacks,* wenn sie der *gleichen chemischen Klasse* entstammen. Es ist vielleicht zweckmäßiger, diese Bezeichnungsweise, die etwas verwirrend ist, fallen zu lassen. Im *Prinzip liegen doch die Verhältnisse so, daß Stoffe gleich oder sehr ähnlich schmecken, unabhängig davon, ob sie nahezu gleichartig oder verschieden gebaut sind. Dies besagt* auch schon, daß verschieden schmeckende Körper auch gleichartig gebaut sein können.

In den folgenden Zeilen sollen daher Beispiele angeführt werden: 1. für Stoffe, die ähnlich gebaut sind und gleich oder ähnlich schmecken; 2. für Stoffe, die ähnlich gebaut sind und verschieden schmecken; 3. für Stoffe, die verschieden gebaut sind und gleich oder doch sehr ähnlich schmecken.

Die erste Gruppe ist nicht weiter überraschend, denn es erscheint auf den ersten Blick sehr natürlich, daß annähernd gleichartig gebaute Stoffe auch gleich schmecken. Es stellt sich indessen bei näherer Prüfung heraus, daß diese Gruppe im Verhältnis zu den anderen relativ wenig Stoffe umfaßt. Diese Feststellung ist ebenso überraschend, wie das geschmackliche Verhalten von Körpern in der 2. und 3. Gruppe, denn es ist doch befremdlich, daß Stoffe gleich oder ähnlich schmecken, die verschieden gebaut sind, und daß sie verschiedenen Geschmack besitzen, trotzdem sie ähnlich gebaut sind.

Bei der Aufzählung der Körper, die zu den vorhin aufgezählten Gruppen gehören, muß ich mich zumeist an die Angaben und Versuchsergebnisse anderer Forscher halten. Es wird, worauf schon eingangs hingewiesen wurde, noch vieler gemeinsamer Arbeit von Chemikern und Physiologen bedürfen, bevor auch nur der *Geschmack* der Körper mit aller Sicherheit festgelegt ist. Es kann also sehr wohl geschehen, daß die hier niedergelegten Befunde an manchen Stellen einer Revision bedürfen. Wegen der individuellen Verschiedenheit des Geschmackssinnes wird natürlich notwendig sein, die Angaben auf *Grund der Prüfung durch zahlreiche Personen* festzulegen.

a) 1. Gruppe: Körper, die ähnlich gebaut sind und ähnlich schmecken.

Hier ist, genau so wie beim Geruch, in erster Linie der *optischen Isomeren* zu gedenken, von denen eine große Anzahl auf den Geschmack untersucht wurde. So schmecken nach den Angaben von E. Fischer[1]) d- und l-Alanin $CH_3-CHNH_2-C\langle^{O}_{OH}$ *gleich*, und zwar ziemlich stark süß mit einem etwas faden Nachgeschmack. d- und l-β-Aminobuttersäure $CH_3-CHNH_2-CH_2-C\langle^{O}_{OH}$ haben ebenfalls einen gleichen, wenn auch nur wenig charakteristischen Geschmack[2]). d- und l-Phenylglycin $C_6H_5-NH-CH_2-C\langle^{O}_{OH}$ zeigen ebenfalls keinen Unterschied in ihrem allerdings nur wenig ausgeprägten Geschmack[3]).

Es gibt auch eine große Anzahl von *Stellungsisomeren*, welche ganz gleichartigen Geschmack aufweisen. So schmecken o-, m- und p-Nitranisol $NO_2-C_6H_4\ OCH_3$ stark süß, o-, m- und p-Nitrozimtsäure $NO_2C_6H_4CH=CHC\langle^{O}_{OH}$ sämtlich bitter, wenn auch mit verschiedener Intensität, o- und p-Nitrophenol $HOC_6H_4NO_2$ süß, o-, m- und p-Oxyphenylazimid $N_3-C_6H_4-OH$ ebenfalls süß, die o-, m-, p-Xylolphthaloylsäure $(CH_3)_2C_6H_3-CO-C_6H_5-C\langle^{O}_{OH}$ zuerst bitter, dann süß.

b) 2. Gruppe: Körper, die ähnlich gebaut sind und verschieden schmecken.

Besonders interessant ist hier wieder das Verhalten der *Stereoisomeren*, die sich *geschmacklich* oft in ganz bemerkenswerter Weise *unterscheiden*. Sehr ge-

[1]) Fischer, E.: Synthese von Polypeptiden. XIV. Ber. d. dtsch. chem. Ges. Bd. 39, I, S. 453. 1906.

[2]) Fischer, E. u. H. Scheibler: Zur Kenntnis der Waldenschen Umkehrung 71. Verhandlungen der β-Aminobuttersäure. Liebigs Ann. d. Chem. Bd. 383, S. 348, 349. 1911.

[3]) Fischer, E. u. O. Weichhold: Spaltung der Phenylaminessigsäure in die optisch-aktiven Komponenten. Ber. d. dtsch. chem. Ges. Bd. 41, I, S. 1286. 1908.

eignete Beispiele findet man unter den Aminosäuren. Es schmecken: d-Valin $(CH_3)_2CH-CH\langle^{NH_2}_{COOH}$ ganz schwach süß und gleichzeitig etwas bitter, l-Valin ziemlich stark süß[1]).

d-Leucin $(CH_3)_2CH-CH_2-CH\langle^{NH_2}_{COOH}$ ausgesprochen süß, l-Leucin fade und ganz schwach bitter. Ferner schmeckt d-Asparagin $NH_2-CO-CH_2-CH\langle^{NH_2}_{COOH}$ süß, l-Asparagin gar nicht[2]).

Auch *stellungsisomere Körper* haben oft einen ganz verschiedenen Geschmack. Die α-Aminosäuren schmecken zumeist süß, bei den β-Aminosäuren ist der Geschmack im allgemeinen nur wenig ausgeprägt. So ist α-Alanin süß, β-Alanin schwach süß oder geschmacklos.

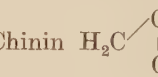
c) 3. Gruppe: Körper, die verschieden gebaut sind und ähnlich schmecken.

Zu denjenigen Körpern, die verschieden gebaut sind, sollen hier auch die Angehörigen homologer Reihen hinzugerechnet werden. Es mag auf den ersten Blick, besonders dem Chemiker, befremdlich erscheinen, daß dies geschieht. Indessen ist es ja nur eine Abmachung, was als gleichartig, was als verschieden gebaut aufgefaßt wird.

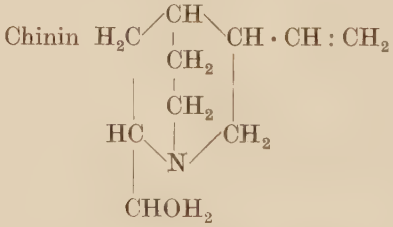
Die Körper sollen hier ihrer sinnesphysiologischen Wirkung nach aufgezählt werden, je nachdem sie bitter oder sauer oder süß schmecken.

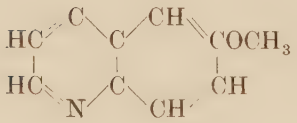
Bitter schmecken:

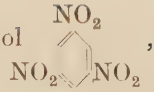
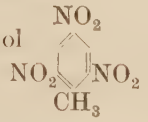
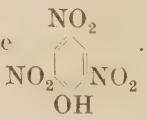
Tetramethylammoniumjodid $(CH_3)_4NJ$ und Tetraäthylammoniumjodid $(C_2H_5)_4NJ$, Formamid $HC\langle^{O}_{NH_2}$ Acetamid $CH_3-C\langle^{O}_{NH_2}$, Diphenylharnstoff $C\langle^{O}_{NHC_6H_5}{}^{NHC_6H_5}$ Kreatinin



Chinin





Trinitrobenzol  , Trinitrotoluol  , Pikrinsäure  .

Sauer schmecken:

die anorganischen und meisten organischen Säuren sowie sauren Salze. Salz-, Salpeter- und Schwefelsäure besitzen zweifellos rein sauren Geschmack, ebenso

[1]) Fischer, E.: Die Spaltung der α-Aminoisovaleriansäure in die optisch-aktiven Komponenten. Ber. d. dtsch. chem. Ges. Bd. 39, II, S. 2320. 1906.

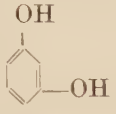
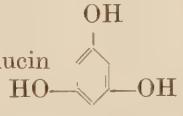
[2]) Piutti, A.: Ein neues Asparagin. Ber. d. dtsch. chem. Ges. Bd. 19, I, S. 1691. 1886.

Kaliumbisulfat, ferner Ameisen-, Essig-, Propionsäure usf. Ob er allen Säuren ausnahmslos zu eigen ist, muß füglich bezweifelt werden. Bedenken steigen auf, wenn bei Paul z. B. von der Geschmackstönung einer Säure die Rede ist[1]), unter welcher der ihr eigentümliche „Geschmack" verstanden sein soll. Sauer nimmt gegenüber bitter und süß dadurch eine Ausnahmestellung ein, daß seine Vertreter wirklich nur einer bestimmten Gruppe von Körpern der anorganischen und organischen Chemie entstammen.

Süß schmecken:

Glykol $CH_2OH—CH_2OH$, Glycerin $CH_2OH—CHOH—CH_2OH$, Traubenzucker, Fruchtzucker, Galaktose ($C_6H_{12}O_6$);

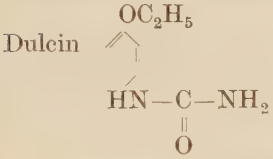
Rohrzucker, Milchzucker, Malzzucker ($C_{12}H_{22}O_{11}$);

Resorcin  Phloroglucin 

Methylchlorid CH_3Cl, Äthylchlorid C_2H_5Cl, Isopropylchlorid $\begin{matrix}CH_3\\CH_3\end{matrix}\!\!>\!CHCl$.

Methylenchlorid CH_2Cl_2, Äthylenchlorid CH_2ClCH_2Cl, Chloroform $CHCl_3$.

Glykokoll $CH_2(NH_2)C\!\begin{matrix}\nearrow O\\\searrow OH\end{matrix}$, Alanin $CH_3CH(NH_2)C\!\begin{matrix}\nearrow O\\\searrow OH\end{matrix}$, α-Aminobuttersäure $CH_3CH_2CHNH_2C\!\begin{matrix}\nearrow O\\\searrow OH\end{matrix}$, α-Aminovaleriansäure $CH_3CH_2CH_2CH(NH_2)C\!\begin{matrix}\nearrow O\\\searrow OH\end{matrix}$

Dulcin 

Nitroäthan $C_2H_5NO_2$, Äthylnitrat $C_2H_5NO_3$.

Nitrobenzol .

B. Die geschmackgebenden Atomgruppen.

Wie wir gesehen haben, gibt es eine ganze Anzahl von Körpern, die bei *ähnlichem Bau gleichartig*, aber auch *sehr verschieden schmecken* können, anderseits *solche*, die *bei gänzlich verschiedenem Bau* den *gleichen Geschmack* aufweisen. Es ist also von vornherein wenig wahrscheinlich, daß man aus der Konstitution wird herleiten können, welche Gruppen im Molekül eine bestimmte Geschmacksart bedingen, welches also, in Analogie mit den *odoriphoren*, die *saprophoren Gruppen* sind.

Die Aufgabe einer Aufstellung der geschmackgebenden Atomgruppen, die auf der einen Seite ganz undurchführbar und ganz unfruchtbar erscheint, engt sich auf der anderen in merkwürdiger Weise ein. In Wirklichkeit dreht sich die Frage gar nicht darum, festzustellen, welches die Atomgruppen für den *rein bitteren*, *rein salzigen*, *rein sauren* und *rein süßen* Geschmack sind, sondern nur darum, welches die für den *bitteren* und *süßen* sind. Denn der *rein salzige* Geschmack wird, wie später ausführlich auseinandergesetzt wird, nur von einem einzigen Körper erzeugt, dem Kochsalz. Der rein saure Geschmack ist auf die Gegenwart von H-Ionen zurückzuführen.

[1]) Paul, Th.: Physikalische Chemie der Lebensmittel. VI. Physikalisch-chemische Untersuchungen über die saure Geschmacksempfindung. Zeitschr. f. Elektr. u. angew. physikal. Chem. Bd. 28, S. 435. 1922.

a) Die chemische Grundlage für den Geschmack der Salze.

Es wurde eben darauf hingewiesen, daß es nur einen einzigen Körper gibt, der rein salzig schmeckt, das NaCl. Es fragt sich bei diesem Anlaß, worauf der vom rein Salzigen vielfach so stark abweichende Geschmack aller anderen anorganischen Salze zurückzuführen ist. Diese schmecken, wie noch an anderer Stelle S. 362 ausgeführt wird, ja gar nicht allein *salzig*, sondern auch *bitter* und *sauer*, ja sogar *süß* und lassen oft den salzigen Geschmack überhaupt vermissen. Hier interessiert vorzugsweise die Frage, ob man dieses eigenartige geschmackliche Verhalten der anorganischen Salze auf eine Wirksamkeit der *Ionen* zurückführen kann, und ob im strengen Sinne festgelegte Beziehungen zwischen Ionenart und Geschmack bestehen.

Nehmen wir ein Salz oder eine Salzlösung als Geschmacksprobe in den Mund, so kann die erzeugte Geschmacksempfindung auf das *Kation* oder *Anion* oder auf den undissoziierten Bestandteil zurückzuführen sein[1]). Die Verhältnisse könnten nun tatsächlich so liegen, daß der eine von diesen Anteilen entscheidet, es könnte aber auch sein, daß beide von ihnen oder alle drei von ausschlaggebender Bedeutung sind.

Bei der Analyse dieser Vorgänge kann man fürs erste so vorgehen, daß man ein Salz bei *verschiedenen Verdünnungen* prüft. Dies ist bisher nur für die *Alkalisalze* geschehen, also für die Salze *starker* Säuren mit *starken* Basen, welche, wenn wir von den neueren heute allgemein als gültig angesehenen Vorstellungen ausgehen, selbst in höheren Konzentrationen *vollkommen* in ihre *Ionen* zerfallen sind. Bei diesen Salzen kommt also ein *Geschmack* des *undissoziierten Anteils nicht* in Frage. Es wäre von Bedeutung, diese Verhältnisse auch für andere Salze klarzustellen, und zwar für die Salze schwacher Säuren mit starken Basen und starker Säuren mit schwachen Basen, bei denen auch an eine geschmackliche Wirkung des *nichtdissoziierten Anteils gedacht* werden kann.

Bei den Alkalisalzen hat sich als eine interessante Tatsache herausgestellt, daß der Geschmack von der Konzentration der Lösung abhängt.

Nehmen wir als einfachstes Beispiel Kochsalz. In den molaren Konzentrationen von 0,009—0,02 schmeckt es nicht salzig, sondern süß[2]). Bei einer Konzentration von 0,03molar tritt der salzige *Geschmack* neben dem *süßen* auf und eine 0,05molare Lösung schmeckt nahezu rein salzig (s. Tabelle 4).

Tabelle 4. Geschmack des NaCl in verschiedenen Konzentrationen.

Molare Konzentration	Geschmack	Molare Konzentration	Geschmack
0,009	kein	0,070	stärker salzig
0,010	sehr schwach süß	0,1	noch stärker salzig
0,015	ein wenig stärker	0,2	rein salzig
0,020	süß	0,5	rein salzig
0,030	noch stärker süß	1,0	rein salzig
0,040	salzig, eine süße Nuance	2,0	rein salzig
0,050	salzig	5,0	rein salzig

Dieses Beispiel lehrt, daß man von einem *einheitlichen Geschmack eines Salzes* in *verschiedener Verdünnung* durchaus nicht reden kann. Vor allem macht sich bei den schwächsten Konzentrationen ein süßer *Geschmack* bemerkbar, der allmählich anderen Geschmacksqualitäten weicht. Aus diesen Befunden muß man den Schluß ziehen, daß der Geschmack eines Salzes vor allem von seiner

[1]) Mit dieser Frage beschäftigt sich auch die Arbeit von H. Kionka und F. Strätz: Setzt der Geschmack eines Salzes sich zusammen aus dem Geschmack der einzelnen Ionen, oder schmeckt man jedes Salz als Gesamtmolekül? Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol. Bd. 95, S. 241. 1922.

[2]) Vgl. Y. Renqvist: Der Geschmack. Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 38, S. 97. 1919.

Verdünnung abhängt. Der Ausspruch Herlitzkas[1]), daß Salzlösungen in einer großen Verdünnung ihren *charakteristischen Geschmack* bewahren, ist daher nicht als allgemein gültig anzusehen.

Sucht man nach einer Erklärung für die eigenartige Erscheinung, daß der Geschmack eines Salzes von seiner Konzentration abhängt, so könnte man daran denken, daß die Ionen bei den größten Verdünnungen allein oder doch vorzugsweise nur auf die Receptoren für die süße Geschmacksqualität einwirken. Bei Steigerung der Konzentrationen würden nach Maßgabe der chemischen Beschaffenheit des verwendeten Salzes auch die Receptoren für den bitteren, salzigen und sauren Geschmack in Erregungszustand versetzt werden. Mit dieser Anschauung, die hier mit aller Vorsicht vorgebracht sein soll, stehen jedenfalls alle Befunde in Übereinstimmung, die man beim Mischgeschmack der anorganischen Salze festgestellt hat (s. S. 362).

Die Frage, ob *ein Ion* einen ganz bestimmten Geschmack aufweist, läßt sich einer Lösung zuführen, indem man Salze geschmacklich untersucht, die das *gleiche Ion* enthalten, also z. B. das gleiche *Kation*, wie NaCl, NaBr, NaJ, $NaNO_3$, Na_2SO_4 usf. oder das gleiche *Anion*, wie NaCl, KCl, LiCl, NH_4Cl usw.

Fassen wir die erste Reihe ins Auge, also z. B. NaCl, NaBr, NaJ, $NaNO_3$ und Na_2SO_4, so schmeckt das erste in einer 0,3molaren Lösung rein salzig, NaBr in 0,388molarer Lösung salzig und bitter, NaJ in 0,215molarer Lösung salzig, bitter und sauer, Na_2SO_4 in 0,310molarer salzig, bitter, sauer und süß[2]). Es findet sich also immer die Geschmacksqualität *salzig*. Daneben aber auch bitter und sauer, bei Na_2SO_4 sogar süß. Auf Grund dieses Befundes wäre man fast geneigt, dem *Na* den salzigen Geschmack zuzuschreiben.

Fassen wir die zweite Reihe ins Auge, so schmeckt NaCl wieder rein salzig, KCl in 0.268molarer Lösung salzig, bitter und sauer, LiCl in 0,213molarer Lösung salzig und sauer, NH_4Cl in 0,374molarer Lösung ebenfalls salzig, bitter und sauer. Man kommt so zu dem Ergebnis, daß mit hoher Wahrscheinlichkeit für den *Geschmack* eines *Salzes* nicht allein das *Kation*, sondern auch das *Anion* verantwortlich gemacht werden muß.

Wohl aber gibt es Fälle, in denen das eine Ion für den Geschmack bestimmend ist. Ein solcher Fall ist vor allem beim Beryllium gegeben, dessen *Salze*, soweit sie bekannt und untersucht sind, durchwegs *vorzugsweise süß* schmecken. Sie weisen aber auch häufig einen *bitteren* und *sauren* Beigeschmack auf. Man kann also nur sagen, daß sich der Geschmack dieses Ions *besonders* bemerkbar macht, daß er also den Ausschlag gibt. Nach den Beobachtungen von Herlitzka, die aber noch einer Vervollständigung bedürfen, trifft die Erscheinung, daß ein Ion den Ausschlag gibt, auch für die Salze des Ca, Sr, Zn, Cd, Cu, Ag, Al, Y und La zu.

Vorerst läßt sich aber *nicht* sagen, daß die *Anionen nur salzig*, die *Kationen bitter* oder *süß* schmecken. Auch ist der Zusammenhang des Geschmackes der Kationen mit ihrer Stellung im periodischen System vorerst ein recht loser, und man muß es mit Vorsicht aufnehmen, wenn Herlitzka sagt, daß die Glieder mit *geringerem Atomgewicht* in jeder Reihe einen *bitteren*, die mit *höherem* einen *süßen* Geschmack aufweisen. Denn es liegt kein Grund vor, die Ionen Li, Na, K, Rb, Cs, Mg, Ca, Sr, Fe, Co, Ru, Jr, Al, Au, Hg, Tl alle als bitter schmeckend anzusehen. Ebenso ist es fraglich, ob Zn als süß schmeckendes Ion anzusehen ist.

In gleicher Weise ist die Ordnung der Salze in drei Gruppen, wie sie Herlitzka vorgenommen hat, in solche, die nur den Geschmack des Kations oder Anions aufweisen, oder den beider Ionen, vorerst durchaus nicht gerechtfertigt. NaCl, SiCl, RCl, RbCl, KBr schmecken durchaus verschieden und nicht allein salzig. $Al_2(SO_4)_3$, $FeSO_4$, $NiCl_2$, $CoCl_2$, $CuSO_4$, $CdSO_4$, $SnCl_2$, $Hg(NO_3)_2$ schmecken ebenfalls nicht gleichartig und einheitlich.

---

[1]) Herlitzka, A.: Sul sapore metallico, sulla sensazione astringente et sul sapore dei sali. Arch. di fisiol. Bd. 5, S. 217. 1908, sowie Contributo all'analisi fisico-chimica del sapore dei sali. Ebenda Bd. 7, S. 557. 1909.

[2]) Vgl. die Mischungsgleichungen S. 363.

Der Versuch von Herlitzka, die Salze nach ihrem Geschmack zu ordnen, ist als ebenso fehlgeschlagen zu betrachten, wie der frühere von Haycraft[1]). Wir müssen also sagen, daß wir vorerst über die Geschmackswirkung der meisten Ionen keine sicheren Aussagen machen können. Es läßt sich aber nur vermuten, daß für den Geschmack des Salzes einer starken Säure mit einer starken Base beide Ionen verantwortlich zu machen sind, bei den anderen Salzen könnte auch noch der *undissoziierte Bestandteil* eine Rolle spielen.

b) Die chemische Grundlage für den sauren Geschmack.

Anders liegen die Verhältnisse beim *sauren Geschmack*, der auf die *Gegenwart des Wasserstoffions* zurückzuführen ist. Verweilen wir einen Augenblick bei der letztgenannten Geschmacksart, so läßt sich nämlich unschwer zeigen, daß alle sauer schmeckenden Körper sich durch die Anwesenheit des Wasserstoffions auszeichnen — man denke z. B. an die anorganischen Säuren HCl, HNO_3, H_2SO_4 usf., an die sauren Salze wie $NaHSO_4$, $KHSO_4$, NaH_2PO_4 usf., sowie an die gesättigten organischen Fettsäuren, Ameisen-, Essig-, Propionsäure usf. Von diesen muß doch gesagt werden, daß der Molekülrest, die Anionen Cl, NO_3, SO_4 und $NaSO_4$ oder die Reste $HO\diagdown\!\!\diagup\!\!\begin{matrix}O\\O-\end{matrix}$, $CH_3C\diagdown\!\!\diagup\!\!\begin{matrix}O\\O-\end{matrix}$ usf. offenbar für den Geschmack völlig *gleichgültig* sind.

Richards[2]), Kahlenberg[3]) und Kastle[4]) haben als erste behauptet, daß der saure Geschmack durch die *Wasserstoffionen* bedingt wird und diese Ansicht wurde auch durch eine Reihe von weiteren Untersuchungen vollkommen richtig befunden.

Anfänglich schien es aber vollkommen verfehlt, zu glauben, daß die *Menge* der *Wasserstoffionen*, die sich in einer Lösung dissoziiert finden, für die *Intensität* des *sauren Geschmackes* verantwortlich gemacht werden kann. Es hat sich nämlich gezeigt, *daß gleich stark sauer schmeckende* Lösungen *durchaus nicht die gleiche Menge von Wasserstoffionen enthalten*. Auf diese Erscheinung wurde man zuerst aufmerksam, als man die Schwellenwerte für verschiedene Säuren bestimmte. Richards stellte fest, daß Chlorwasserstoff-, Bromwasserstoff-, Salpeter- und Schwefelsäure bei einer Konzentration von etwas weniger als 0,001 *n* über die Schwelle treten. In dieser Verdünnung sind (s. Tabelle 5) die genannten Säuren nahezu vollkommen dissoziiert.

Tabelle 5.

Säure	Schwellenwert Konzentration *n*	Dissoziationsgrad %
HCl	0,01	95,6
HBr	0,01	98,0
HNO_3	0,01	98,0
H_2SO_4	0,01	84,0
$CH_3C\diagdown\!\!\diagup\!\!\begin{matrix}O\\OH\end{matrix}$	0,03	7,8

Der *Schwellenwert* für *Essigsäure* liegt dagegen bei einer 0,003 *n*-Lösung. In dieser Konzentration ist die Säure aber nur zu $^1/_{13}$ dissoziiert. Der durch Essigsäure verursachte *saure Geschmack* war also etwas mehr als *viermal* so stark als erwartet werden kann, wenn dieser allein durch die augenblicklich anwesenden Wasserstoffionen verursacht werden sollte.

[1]) Haycraft, J. B.: The nature of the objektive cause of sensation. II. Taste. Brain Bd. 10, S. 145. 1887/88.

[2]) Richards, F. W.: The relation of the taste of acids to their degree of dissociation. II. Journ. of physical chem. Bd. 4, S. 257. 1900.

[3]) Kahlenberg, L.: The relation of the taste of acids salts to their degree of dissociation. Journ. of physical chem. Bd. 4, S. 3 u. 533. 1900.

[4]) Kastle, J. H.: Über den Geschmack und die Acidität der Säuren. Amer. chem. journ. Bd. 20, S. 446. 1898.

Kahlenberg zeigte dann auch, daß verschiedene saure Natriumsalze schon bei einer Verdünnung sauer schmecken, bei der die Zahl der freien Wasserstoffionen wesentlich geringer ist, als bei dem Schwellenwert der Salzsäure. Kahlenberg wollte aus diesem Verhalten den Schluß ziehen, daß der saure Geschmack in diesen Fällen auch von den *monovalenten Anionen* verursacht wird.

Richards dagegen dachte an einen *Verbrauch der Wasserstoffionen* beim *Schmecken.* Kahlenberg erklärt diese Auffassung für fehlerhaft, weil es ihm nicht gelang, eine saure Empfindung dadurch hervorzurufen, daß er nacheinander mehrere Proben von 0,00067 *n* HCl in den Mund nahm. Dabei werden ja stets neue Wasserstoffionen zugeführt werden, wodurch die Möglichkeit einer Kumulation gegeben ist. Es ist indessen fraglich, ob diese Versuchsanordnung als eine geeignete bezeichnet werden darf, da wir ja nicht wissen, wenigstens bisher nicht beobachtet haben, daß in den peripher gelegenen Elementen eine solche Summation stattfindet.

Zur zweckmäßigen Lösung der aufgeworfenen Fragen schien es wünschenswert, den Schwellenwert des sauren Geschmacks festzustellen, während gleichzeitig die *Wasserstoffionenkonzentration* der Schmecklösung direkt bestimmt wurde. Dies geschah durch Liljestrand[1]). Er bestimmte die in Tabelle 6 wiedergegebenen Werte des p_H bei *verschiedenen Säuren*, wobei jeweils 5 ccm der betreffenden Lösung in den Mund genommen und darin 5 Sekunden gehalten wurden. Für die starken Säuren ist der Schwellenwert bei 3,4—3,5, bei den schwachen 3,7—3,9. Wurde eine *Pufferlösung* von einem p_H gleich 3,9 in den Mund genommen, so hatte diese einen *stark sauren Geschmack*, der im Gegensatz zu dem *rasch verschwindenden schwachen* Geschmack der verdünnten Säuren bestehen blieb, während die Lösung im Munde gehalten wurde.

Tabelle 6.

Säure	Schwellenwert in p_H	Säure	Schwellenwert in p_H
Salzsäure	3,5	Essigsäure	3,9
Salpetersäure	3,4	Buttersäure	3,7
Schwefelsäure	3,5	Milchsäure	3,7—3,8
Ameisensäure	3,8	Citronensäure	3,8

Die einzige Erklärungsmöglichkeit schien nunmehr zu sein, daß die freien H-Ionen der verdünnten Säuren sehr rasch verschwanden, dagegen in der Pufferlösung mit ihrer großen Basenkapazität in genügender Konzentration während der ganzen Zeit vorhanden blieben. Dieser Verbrauch konnte durch den Zufluß von Speichel bedingt sein, der ja bekanntlich zumeist schwach alkalisch reagiert. Es war ohne weiteres möglich, diese Vermutung zu prüfen. Eine Probe mit 5 ccm *verdünnter Salzsäure* mit einem p_H von 3,5 wurde nach Spülung der Mundhöhle 5 Sekunden im Munde gehalten, sodann ausgespien. Das p_H betrug jetzt 6,3. Bei Verwendung von *Essigsäure* trat unter sonst gleichen Bedingungen eine Änderung von 3,5 auf 4,4 ein, während sich für ein *Salzsäurezitratgemisch nach* Sörensen die Größe des Wasserstoffexponenten nur von *3,5* auf *3,8* änderte. Die Verminderung der Zahl der freien H-Ionen ist in einem wesentlichen Grade von Zumischung von frisch sezerniertem Speichel abhängig, der eine Pufferlösung ist. Das Zufließen von Speichel läßt sich an dem Schleimgehalt der Probelösung nach dem Versuch zeigen; darin ist die Erklärung für das *verschiedene Verhalten* der *schwachen* und *starken Säuren in bezug* auf *die Intensität* des durch sie hervorgerufenen sauren Geschmacks zu suchen. Denn die schwachen Säuren wirken bekanntlich selbst wie Pufferlösungen, indem die Neutralisation der anfänglich vorhandenen freien H-Ionen von Dissoziation der noch vorhandenen

[1]) Liljestrand, G.: Über den Schwellenwert des sauren Geschmackes. Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 7, S. 531. 1922.

ungespaltenen Säuremoleküle gefolgt ist. Analog liegen die Verhältnisse auch bei den von Kahlenberg untersuchten sauren Salzen.

Wir können also sagen, daß die *Intensität* der *sauren Empfindung* dem *Gehalt an Wasserstoffionen proportional ist*, daß dies aber *unter den normalen Bedingungen des Schmeckens nicht zum Ausdruck kommt*, weil der auf der *Zunge befindliche Speichel störend* in den *Vorgang eingreift*.

Es wäre aber verfehlt, die Verhältnisse dahin auszulegen, daß *alle Säuren* auch schon *sauer schmecken* müssen. Es gibt im Gegenteil eine ganze Anzahl von Säuren, bei denen der Molekülrest doch von einer ausschlaggebenden Bedeutung sein muß, denn die meisten *Polyoxycarbonsäuren*, *α-Aminosäuren* und *Oximacetsäuren zeichnen* sich durch einen *süßen Geschmack aus* und schmecken nach den Angaben der meisten Forscher gar nicht sauer. Die *Nitrosulfonsäuren* schmecken ausnahmslos *bitter*, ebenso die *Diphensäuren*.

Kehren wir nun zu unserer ursprünglichen Fragestellung zurück, so handelt es sich im Prinzip darum, festzustellen, durch welche Konstellation im Molekül der *bittere* und *süße Geschmack* bedingt wird. Natürlich kann auch beim Geschmackssinn nicht bezweifelt werden, daß die *Konstitution* der *Stoffe*, also die *Reizart*, für die Empfindungsqualität von größter Bedeutung ist. Indessen ist diese gerade unter den eigenartigen Bedingungen des Schmeckens sicher nicht allein ausschlaggebend. Physikalische und physikalisch-chemische Faktoren, wie Löslichkeit, Dissoziation und Adsorption spielen zweifellos auch eine wichtige Rolle.

Es wurde bereits festgestellt, daß hochnitrierte Körper, nitrierte Nitramine, Nitrobenzolsulfosäuren, tertiäre Amine, Ammoniumbasen und Betaine, Sulfhydrate, Sulfide, Disulfide, Thioamide und Thioharnstoffe *bitter* schmecken. Man wird also berechtigt sein, die Atomkomplexe $-NO_2$, $N_{\ }^{\ }$, $=N-$, $CH_2\!<\!\begin{matrix}N=\\ \\ CO\end{matrix}\!>\!O$, $-SH$, $-S-$, $-S-S-$ und $=CS$ für den bitteren Geschmack verantwortlich zu machen, und sie also amarogene nennen dürfen.

Weiter wissen wir, daß viele Polyhydroxylverbindungen, α-Aminosäuren, Oximacetsäuren, Azimidoverbindungen, Oxime und Nitrile süß schmecken, so daß als *dulcigene Gruppen* $(OH)_x$, $=C\!<\!\begin{matrix}NH_2\\ C=O\\ OH\end{matrix}$, $\begin{matrix}N\\ \diagdown\\ \ \ N\\ \diagup\\ N\end{matrix}\!>\!N-$, $-N-OH$ und $-CN$ in Betracht kommen.

In der letzten Zeit erschien eine neue Theorie über die für den süßen Geschmack bedeutungsvollen Atomgruppen von Oerthly und Myers[1]), die ein Analogon zu den bekannten Farbentheorien darstellt. Die Autoren unterscheiden „Glucophoren", z. B. $-CH_2(OH)$; $-CH(OH)-$; $-CO \cdot CH(OH)-$; $COOH \cdot CH(NH_2)-$ usw. und „Auxogluken", z. B. $-H$; $-CH_2OH$; $-C_nH_{2n-1}$ usw. Um süß zu schmecken, muß eine Substanz mindestens ein Glucophor und ein Auxogluc enthalten. Die Verfasser schränken ihre Theorie allerdings in ihrem Gültigkeitsbereich nur auf die *aliphatischen Verbindungen* ein.

Es wäre vollkommen verfehlt, wenn man nunmehr schließen wollte, daß alle Körper, die eine der angeführten Gruppen enthalten, nun tatsächlich entweder einen rein bitteren oder nur rein süßen Geschmack aufweisen. Davon kann natürlich keine Rede sein. Die tatsächlich vorliegenden Verhältnisse lassen sich durch alle diese Theorien niemals vollauf und restlos erklären. Hier genüge der Hinweis, daß sich z. B. stereoisomere Verbindungen sehr oft im Geschmack

[1]) Oerthly u. R. G. Myers: Eine neue Theorie der Beziehungen der Konstitution zu dem Geschmack. Journ. of the Americ. chem. soc. Bd. 41, S. 855. 1919.

unterscheiden, wofür auf S. 327 hinreichend Beweise angeführt wurden. Am deutlichsten zeigt sich die Unzulänglichkeit der süßschmeckenden Atomgruppen beim Saccharin und seinen Homologen. In dessen Molekül haben wir weder Hydroxyle noch Aminogruppen und auch keine Glucophoren; die Grundverbindung ist ein Isothiazolring. Wird dieser Ring aufgespalten, so verschwinden die süßen Eigenschaften. Die *gemachten Angaben treffen vielmehr*, dies sei mit besonderem Nachdruck hervorgehoben, nur für eine Anzahl von Körpern zu, und sind *durchaus nicht allgemein gültig*[1]).

V. Die Vorgänge an der peripheren Sinnesfläche.

Zu einer Theorie der Entstehung der Geschmacksempfindungen würde gehören, daß man mit aller Strenge entwickelt, wie die *Reizung* der *peripheren Endigungen* des *Geschmackssinnes* zustande kommt, und auf welche Art die *Erregung* der *Sinneselemente* zum *Zentrum fortgeleitet* wird. Dabei müßte besonders berücksichtigt werden, wie als Folge der Einwirkung verschiedenartiger Stoffe qualitativ verschiedene Empfindungen zustande kommen.

Für jede Theorie wird das *Gesetz* der *Nervenerregung* von DU BOIS REYMOND von Bedeutung sein, das bekanntlich besagt, daß es *nicht* die *Intensität des Prozesses* als solche ist, die zu einer Nervenerregung führt, sondern deren *Änderung* von einem Zeitteilchen zum anderen, und daß unter sonst gleichen Bedingungen die *Erregung um so stärker* ist, *je steiler* die *Intensitätsänderung* verläuft. Alle Vorgänge im Geschmackssystem werden also dann zu einer Erregung führen, wenn sie mit einer gewissen Schnelligkeit verlaufen und eine gewisse Steilheit des Verlaufes aufweisen.

Eine nähere Betrachtung der bisherigen Ergebnisse lehrt, daß wir von dem Ziel, das Zustandekommen der Empfindungen zu erklären, noch sehr weit entfernt sind. Wir können heute gerade angeben, auf welche Weise die Stoffe, die als Reize dienen, gegen die Sinneszellen vordringen und sind imstande, gewisse Vermutungen über diejenigen Vorgänge auszusprechen, die sich dann zwischen den Substanzen außer- und den innerhalb der Zellen abspielen. Damit erschöpfen sich aber vorerst unsere Handhaben zum Eindringen in die verwickelten Prozesse vollständig.

Bei der Behandlung der physikalisch-chemischen Prozesse, die sich nach dem Einbringen schmeckbarer Stoffe in den Mund abspielen, empfiehlt es sich, mit RENQVIST[2]) den Begriff des *Geschmackssystems* festzuhalten. Unter diesem sollen die Geschmacksknospen und die schmeckende Lösung, der zum Teil auch Speichel beigemengt ist, verstanden sein. Der Speichel fließt aber nicht erst beim Einbringen von schmeckbaren Lösungen zu, sondern ist stets auf der im Munde belassenen Zunge vorhanden und füllt die Höhlung der Papillen und Geschmacksknospen aus. Deswegen stellt sich das *Geschmackssystem* auf der einen Seite aus den *Geschmacksknospen*, mit dem sie umhüllendem *Speichel*, auf der anderen aus der *schmeckbaren Flüssigkeit* zusammen. Die Geschmacksflüssigkeit muß also mit dem Speichel erst vermischt werden. Die gelösten Substanzen haben den Speichel erst zu durchdringen, wenn sie zu den Geschmackszellen gelangen sollen. Wird keine Lösung, sondern ein Stoff, fest, flüssig oder gasförmig in den Mund gebracht, so muß er sich im Speichel lösen oder zumindest fein verteilen.

Das Vordringen der Teilchen gegen die Geschmackszellen findet in den meisten Fällen durch Diffusion statt. Dieser Prozeß wird durch Zungenbewegungen

[1]) Vgl. S. FRÄNKEL: Die Arzneimittelsynthese. 5. Aufl., S. 134.
[2]) RENQVIST, Y.: Der Geschmack. Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 38, S. 97. 1919.

unterstützt. Es ist eine Erfahrung des täglichen Lebens, daß der Geschmack einer Lösung sehr viel deutlicher wird, und sehr viel schneller zum Bewußtsein gelangt, wenn die Zunge bewegt wird. Dieser Erfolg kommt wohl, wie bereits an anderer Stelle auseinandergesetzt wurde[1]), dadurch zustande, daß wie beim Umschütteln einer Lösung die Konzentrationsunterschiede zwischen Schmecklösung und Speichel rascher ausgeglichen werden. Es könnte sich aber auch darum handeln, daß durch das Andrücken der Zunge gegen den Gaumen die in den Papillenhöhlen vorhandene Flüssigkeit ausgepreßt und nun nach Rückkehr der Zunge in ihre ursprüngliche Lage Geschmacksflüssigkeit nachgesaugt wird. In beiden Fällen gelangt die schmeckbare Lösung rascher zu den Geschmackszellen.

Das *Geschmackssystem* ist ein *heterogenes System*, d. h. es ist in seinen einzelnen Anteilen weder *physikalisch* noch *chemisch gleichartig zusammengesetzt*. Die eine Phase, die von den peripheren Sinneszellen gebildet wird, ist, wenn auch nicht ausschließlich, so doch *vorwiegend kolloid*, die andere Phase — Speichel und Geschmackslösung vermengt — ist vorwiegend molekular- und ionendispers, enthält aber daneben in geringerer Konzentration auch Kolloide. Renqvist hat nun entwickelt, daß die *Vorgänge*, die sich in *heterogenen Systemen* abspielen, auf *Änderungen* von *chemischer*, *mechanischer*, *elektrischer* oder *thermischer Energie* beruhen können. Im allgemeinen werden bei der gewöhnlichen Benützung des Geschmacks im täglichen Leben die chemischen Reaktionen zwischen den in der Mundhöhle eingebrachten und den in den Zellen befindlichen keine besondere Rolle spielen. Sehr viele von den *schmeckbaren Substanzen* sind *chemisch nur sehr wenig aktiv*, zum Teil natürlich auch deswegen, weil man sie in keinen zu *großen Konzentrationen* anwenden darf, ohne die Zellen schwer zu schädigen. Im Experiment werden dagegen auch Substanzen von hoher chemischer Aktivität dargeboten, wie z. B. die anorganischen Säuren. Über die Prozesse, die sich dann im Geschmackssystem abspielen, können wir uns vorerst nur wenig befriedigende Vorstellungen machen.

Lasareff[2]) nimmt an, daß bestimmte Geschmackssubstanzen, die sich in den Papillen bzw. den Geschmacksknospen befinden, durch schmeckende Stoffe zersetzt werden. Die Geschmacksempfindungen entstehen dann nach Maßgabe der Bildung der Zersetzungsprodukte. Die Theorie von Lasareff bedarf noch wesentlicher Stützen durch das Experiment.

In neuerer Zeit hat Renqvist[3]) den Versuch unternommen, den Geschmacksreiz des Wasserstoffsuperoxyds als einen *chemischen Prozeß* aufzufassen, der sich im Geschmackssystem abspielt. Das Wasserstoffsuperoxyd oxydiert in wässeriger Lösung mit Leichtigkeit organische Substanzen. Diese Reaktion verläuft sehr einfach: Es findet eine Abnahme der Konzentration der Wasserstoffsuperoxydmoleküle mit Zunahme der Wassermoleküle statt. Bei Darbietung dieses Stoffes ist es wahrscheinlich, daß *die Energie des stattfindenden chemischen* Prozesses als *Reiz* anzusehen ist. Renqvist stellte hierfür die übliche Gleichung auf

$$A = n\,R\,T \ln \frac{c_r}{r},$$

worin R die Gaskonstante, T die absolute Temperatur, c_r die Schwellen- und r die Gleichgewichtskonzentration des Wasserstoffsuperoxyds bedeuten. Ihre Gültigkeit wurde nach entsprechender Umformung experimentell geprüft. Die Ergebnisse bestätigen innerhalb gewisser Grenzen die theoretischen Annahmen.

Anders liegen die Verhältnisse für die *mechanische* und die *elektrische Energie*. Es ist von vornherein sehr wahrscheinlich, daß diese beiden Energiearten eine

[1]) S. S. 323.

[2]) Lasareff, P.: Untersuchungen über die Ionentheorie der Reizung. III. Mitteilung. Ionentheorie der Geschmacksreizung. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 194, S. 293. 1922.

[3]) Renqvist, Y.: Ein Versuch, den Geschmacksreiz des Wasserstoffsuperoxyds als einen im Geschmackssystem stattfindenden chemischen Prozeß aufzufassen. Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 42, S. 273. 1922.

sehr bedeutende Rolle im Geschmackssystem spielen, schon darum, weil es ein sehr *großflächiges* ist. Die kleinen Geschmackszellen stellen nämlich im Verhältnis zu ihrer Masse eine sehr große *Oberfläche* dar; die „*spezifische Oberfläche*", $\left(\text{das Verhältnis } \frac{\text{Oberfläche}}{\text{Volumen}}\right)$ ist eine sehr bedeutende. Die *Oberflächen-* und *elektrische Energie*, welche die *Fläche* zum *Kapazitätsfaktor* haben, werden hier vorzugsweise wirksam sein. Zum Nachweis, daß diese beiden Energiearten bei den Geschmacksprozessen von besonderer Bedeutung sind, dürfen keine chemisch sehr aktiven Stoffe verwendet und ihre Konzentration muß möglichst niedrig gehalten werden. Dann ist man nämlich sicher, daß chemische Reaktionen nicht ins Spiel kommen.

Bevor wir uns den Untersuchungen Renqvists zukehren, sei hier des Versuches von Wo. Ostwald[1]) gedacht, der in Gemeinschaft mit Kuhn die Beziehungen aufzudecken versucht hat, die zwischen der *Geschmacksintensität* einer *Säure*, gemessen an den Schwellenwerten, und ihrem *Quellungsvermögen* für *Gelatine* bestehen. Der Einfluß der Säurekonzentration auf das Quellungsvermögen läßt sich im Gebiete nicht zu großer Konzentrationen durch die zweikonstantige Exponentenformel darstellen:

$$x = q\,c^n,$$

worin x das Maß für die Quellbarkeit (Quellhöhe), c die Säurekonzentration, die Konstante q ein Maß für die absolute Förderung der Quellung durch die betreffende Säure und n ein Maß für die spezifische Krümmung der Quellungskonzentrationskurve bedeutet. Es hat sich nun gezeigt, daß *zwischen* den *Schwellenwerten* des *sauren Geschmacks* und den *Konstanten* q ein enger Zusammenhang besteht, aber nicht zwischen den Geschmackswerten und den Werten des Exponenten n. In der Tabelle 7 ist dieser Zusammenhang dargetan. Man findet, daß mit steigenden Schwellenwerten für den sauren Geschmack auch die Quellungskonstanten q steigen. Je größer also der quellungsfördernde Einfluß einer Säure auf Gelatine ist, um so größere H-Ionenkonzentrationen sind notwendig, um die erste saure Geschmacksempfindung hervorzurufen.

Tabelle 7.

Säure	Schwellenkonzentration ausgedrückt durch H mg in 1 Liter	Quellungskonstanten q	Quellungskonstanten n
1. Buttersäure	0,08	39,4	0,83
2. Propionsäure	0,2	39,8	0,655
3. Essigsäure	0,2	40,9	0,878
4. Bernsteinsäure	0,2	46,6	0,891
5. Weinsäure	0,3	(54,8)	(1,052)
6. Ameisensäure	0,3	(72,8)	(0,467)
7. Apfelsäure	0,3	45,6	1,152
8. Citronensäure	0,5	50,1	1,062
9. Milchsäure	0,5	50,5	0,864
10. Monobromessigsäure	0,7	54,1	1,198
11. Monochloressigsäure	0,8	53,8	1,170
12. Salzsäure	1,0	56,3	1,055
13. Salpetersäure	1,2	60,0	0,965

Eine Ausnahme von dieser Regel machen, wie die Tabelle 7 lehrt, die *Ameisensäure* und *Weinsäure*. Die Zahlen der Tabellen lehren also, daß eine Förderung der Quellung, zunächst der Gelatine, wahrscheinlich aber auch der Zellelemente der Geschmacksknospen, der Stärke des sauren Geschmacks entgegenwirkt.

Wenden wir uns nun Untersuchungen von Renqvist zu. Die Änderungen der Oberflächenenergie sind durch zwei Faktoren, einen *Intensitäts-* und einen *Kapazitätsfaktor* bedingt, durch die *Oberflächenspannung* $[m\,t^{-2}]$ und die *Größe* der *Oberfläche* $[l^2]$. Ändert sich der Kapazitätsfaktor nicht, bleibt also die Größe

[1]) Ostwald, Wo. u. A. Kuhn: Zur Kenntnis des sauren Geschmacks. Kolloid-Zeitschr. Bd. 29, S. 266. 1921.

der Oberfläche während des Vorganges die gleiche, so ist die Änderung der Oberflächenenergie nur der Änderung der *Oberflächenspannung proportional.* Eine Änderung der Oberfläche ist bei den Vorgängen im Geschmackssystem nicht sehr wahrscheinlich, wenn mit geringen Konzentrationen nicht sehr aktiver Stoffe gearbeitet wird. Solche Änderungen der Oberfläche könnten z. B. stattfinden, wenn es zu Änderungen des Dispersitätsgrades, also zu *Quellungen* der Zellen oder *Koagulation* in ihrem *Inneren* kommt. Damit aber solche Zustandsänderungen der Zellen eintreten, müssen schon die schmeckbaren Substanzen in die Zellen hineingelangen, was für viele von ihnen abzulehnen ist, da die Zellmembran für manche Moleküle und Ionen impermeabel ist.

Die *Oberflächenenergie* strebt nun in allen Systemen *einem Minimum* zu. Es muß also, da die Oberfläche unverändert bleibt, im Geschmackssystem die *Oberflächenspannung* verkleinert werden. Dies geschieht in eigenartiger Weise durch den Vorgang der *Adsorption.* Die Oberflächenspannung σ ist nämlich in Lösungen mit der Konzentration c veränderlich. Auf diese Weise ist die Möglichkeit vorhanden, daß σ entsprechend der Abhängigkeit von der Konzentration einem Minimum zustrebt. Damit dieses erreicht wird, muß die Konzentration der Oberflächenschicht *kleiner* werden, wenn σ mit zunehmender Konzentration wächst, und *größer*, wenn σ mit wachsendem c abnimmt. Die Veränderung der Konzentration in der Oberflächenschicht wird als *Adsorption* bezeichnet. Man spricht von *positiver Adsorption*, wenn die Konzentration in der Oberflächenschicht *größer* ist als die der gesamten übrigen Flüssigkeit, von *negativer*, wenn sie kleiner ist.

Neben der Oberflächenenergie wird im Geschmackssystem noch die elektrische eine bedeutende Rolle spielen. Bleibt die Oberfläche des Systems annähernd die gleiche, so wird der *Intensitätsfaktor* ausschlaggebend sein, also die auftretende *Potentialdifferenz.* Was von der Oberflächenenergie gesagt wurde, gilt daher in gleichem Maße von der elektrischen Energie.

Renqvist hat uns in hohem Grade wahrscheinlich gemacht, daß für das Auftreten einer Geschmacksempfindung die Änderungen der *Oberflächenspannung* und die *Potentialdifferenzen* von Bedeutung sind.

Daß Adsorptionsvorgänge im Geschmackssystem eine Rolle spielen, hat Renqvist auf *zweierlei Wegen* zu erweisen versucht: a) durch den Nachweis, daß den *Schwellenempfindungen* gleich große, in der *Zeiteinheit adsorbierte Mengen* von Schmecksubstanz entsprechen; b) durch den Nachweis, daß die *Geschmacksempfindung* um so *länger andauert*, je *größer* ihr *Adsorptionsexponent* ist. Renqvist ging bei seinen Untersuchungen von der Ansicht aus, daß gleich starke Empfindungen von gleich großen Mengen in der Zeiteinheit adsorbierter Substanz entsprechen. Der Ausdruck „gleich starke" Empfindungen bedarf einer gewissen Erläuterung. Solange es sich um Substanzen handelt, welche die gleiche Geschmacksqualität auslösen, solange liegen die Verhältnisse außerordentlich einfach und klar. Wenn aber Stoffe in Betracht kommen, die qualitativ verschieden schmecken, ist eine Intensitätsvergleichung unmöglich. Renqvist hat sich hier so geholfen, daß er zur Prüfung seiner Theorie *Schwellenwerte* bestimmte, und zwar bei Stoffen, deren Geschmack in der Schwellenkonzentration der gleiche ist.

Zum Beweise der Richtigkeit seiner Ansicht mußte die *Adsorptionsgeschwindigkeit* gemessen werden. Diese ist gleich:

$$\frac{dx}{dt} = k\,(x_\infty - x) \qquad (1)$$

Darin bedeuten x_∞ die nach unendlich langer Zeit im Adsorptionsgleichgewicht adsorbierte Menge, x die zur Zeit t adsorbierte Menge, und k die Geschwindigkeitskonstante. Wie man

sieht, wird die Adsorptionsgeschwindigkeit durch die *allgemeine Gleichung* der *monomolekularen Reaktionen* ausgedrückt. Aus dieser Gleichung geht hervor, daß die Adsorptionsgeschwindigkeit im ersten Augenblick am größten ist und bei Zunahme der adsorbierten Menge immer kleiner wird. Bei Anwendung von etwas konzentrierteren Lösungen tritt der Einfluß der stetigen Abnahme der Adsorptionsgeschwindigkeit auf die Intensität der Geschmacksempfindung sehr deutlich in Erscheinung. Je länger die Lösung im Munde belassen wird, um so schwächer ist ihr Geschmack.

Zur Zeit $t = 0$ ist auch $x = 0$ und die Geschwindigkeit

$$\frac{dx}{dt} = k\, x_\infty . \tag{2}$$

x_∞ ist aber die im Adsorptionsgleichgewicht adsorbierte Menge, die sich aus der von Gibbs [1]) für Adsorptionsprozesse entwickelten Formel herleiten läßt:

$$x_\infty = -\frac{c}{RT} \cdot \frac{d\sigma}{dc}, \tag{3}$$

worin x_∞ die adsorbierte Substanzmenge pro Flächeneinheit, c die Konzentration der Substanz und σ die Oberflächenspannung an der Grenzfläche der beiden Phasen (Geschmackskörperchen und Geschmackslösung) ist. Zwischen der Veränderung der Oberflächenspannung, die durch eine zu adsorbierende Substanz hervorgerufen wird, und ihrer Konzentration besteht folgende Beziehung:

$$\sigma - \sigma_1 = s \cdot c^{\frac{1}{n}}, \tag{4}$$

worin σ und σ_1 die Oberflächenspannungen an der Grenzfläche der Phasen bei reiner Flüssigkeit und Lösung und s und $\frac{1}{n}$ Konstanten sind. Durch Differentiation ergibt sich aus dieser Gleichung:

$$\frac{d\sigma}{dc} = -\frac{s}{n} c^{\frac{1}{n} - 1}.$$

Setzen wir diesen Ausdruck in Gleichung (3), so erhalten wir:

$$x_\infty = \frac{s}{RTn} c^{\frac{1}{n} - 1}.$$

Bezeichnet man

$$\frac{s}{RTn} = \alpha ,$$

so ist

$$x_\infty = \alpha\, c^{\frac{1}{n}}. \tag{5}$$

(3) ist die allgemeine Form der Adsorptionsgleichung; sie drückt die Beziehung zwischen der adsorbierten Menge x_∞ und der in der Lösung herrschenden Konzentration c aus. Der Adsorptionskoeffizient α ist dem Koeffizienten der Oberflächenspannung *direkt proportional*; daher sind auch die adsorbierten Substanzmengen den in dem System stattfindenden Veränderungen der Oberflächenspannung *direkt proportional*. Setzt man nun den Wert für x_∞ aus Gleichung (5) in Gleichung (2) ein, so erhält man:

$$\frac{dx}{dt} = k\, \alpha\, c^{\frac{1}{n}}. \tag{6}$$

In dieser Gleichung ist noch k zu bestimmen. Nach Nernst und Brunner [2]) ist in heterogenen Systemen die Reaktionsgeschwindigkeit durch die Geschwindigkeit bedingt, mit der die reagirenden Phasen miteinander in Berührung kommen, d. i. die Diffusionsgeschwindigkeit. Der Geschwindigkeitskoeffizient k ist also dem Diffusions-

[1]) Gibbs, s. Freundlich, H.: Capillarchemie. 3. Aufl., S. 63ff. Leipzig 1923.

[2]) Nernst, W.: Theorie der Reaktionsgeschwindigkeit in heterogenen Systemen. Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. 47, S. 52. 1904. — Brunner, E.: Reaktionsgeschwindigkeit in heterogenen Systemen. Ebenda Bd. 47, S. 56. 1906.

koeffizienten der schmeckbaren Substanz proportional. Gleichung (6) kann also auch angeschrieben werden:

$$\frac{dx}{dt} = \frac{1}{m} D \alpha c^{\frac{1}{n}},$$

worin $\frac{1}{m}$ eine Konstante bedeutet, die bei *allen Stoffen gleich groß* ist.

Stellt nun der im Geschmackssystem stattfindende *Adsorptionsprozeß* wirklich den Geschmacksreiz dar, so steht zu erwarten, daß bei den Schwellenkonzentrationen

$$D a c^{\frac{1}{n}} = \text{konst.} \qquad (7)$$

also eine Konstante ist. In dieser Gleichung stellt c die Gleichgewichtskonzentration dar, d. h. die Konzentration der Lösung nach Ablauf der Adsorption. Was man beim Geschmack mit Sicherheit messen kann, ist aber *nicht* die *Gleichgewichts-*, sondern die *Anfangskonzentration*. Renqvist hat sich nun durch eigene Versuche überzeugt, daß der Unterschied zwischen diesen beiden ein sehr geringer ist, da die Menge des Speichels, der bei solchen Versuchen zufließt, doch eine sehr geringe ist. Es *kann* also *ohne Gefahr* eines *größeren Fehlers* die *Anfangskonzentration* für die *Gleichgewichtskonzentration* eingesetzt werden. Alle Substanzen, die längere Zeit im Munde verweilen, werden geschmacklos. Dies beruht offenbar darauf, daß sich jede Substanz, die sich länger im Geschmackssystem befunden hat, im Adsorptionsgleichgewicht ist und die Adsorptionsgeschwindigkeit gleich 0 ist. In der Literatur finden sich nicht viel zusammenhängende Angaben über die Adsorption von Nichtelektrolyten. Renquist gibt daher nur zwei Daten (s. Tab. 8).

Tabelle 8.

	D	α	$\frac{1}{n}$	c_r	$D \cdot \alpha \cdot c_r^{\frac{1}{n}}$
Rohrzucker	0,35	1,26	0,11	0,020 molar	0,35
Milchzucker	0,37	1,74	0,22	0,068 molar	0,36

Wie man sieht, stellt das Produkt $D \alpha c_r^{\frac{1}{n}}$ tatsächlich eine Konstante dar, wie nach den theoretischen Deduktionen zu erwarten war.

Bei den *Elektrolyten*, für die sich zahlreiche Angaben in der Literatur finden, sind die Erscheinungen wieder komplizierter, da sich bei ihnen auch *elektrische Potentialdifferenzen* im Geschmackssystem ausbilden. Die Potentialdifferenzen können auf verschiedene Weise zustande kommen: a) durch verschieden große Wanderungsgeschwindigkeiten der Ionen, b) durch elektrische Ladung des Adsorbens, das dann die entgegengesetzt geladenen Ionen des schmeckbaren Elektrolyten in *größerer Menge* adsorbiert als die gleich geladenen. Hierbei handelt es sich um die sog. *elektrische Adsorption*, c) durch verschiedene Löslichkeit des Kations und Anions eines Elektrolyten in dem Adsorbens des Geschmackssystems. Für die Geschmacksempfindung werden nur das *Adsorptions-* und möglicherweise das *Diffusionspotential* von Bedeutung sein, da sich diese sehr schnell bilden. Das Lösungspotential folgt nämlich dem Adsorptionspotential in jedem Falle nach. Da die Schwellenempfindungen mit der Einführung der Lösungen in den Mund entstehen und sogleich vergehen, ist verständlich, daß für die Behandlung nur das Adsorptions- und Diffusionspotential von Wichtigkeit ist. Nach Versuchen Kellners[1]) über die Adsorption der Salze von Alkali- und Leichtmetallen ist wahrscheinlich, daß die Adsorptionskonstanten a und auch $\frac{1}{n}$ dieser Stoffe untereinander gleich groß sind. Für Neutralsalze und unter Anwendung von Gelatine als Adsorbens gilt $\frac{1}{n} = 1$, d. h. die adsorbierte Menge ist eine lineare Funktion der Konzen-

[1]) Kellner, s. Freundlich: Capillarchemie. 1. Aufl., S. 354. 1909.

tration. Da bei der Anwendung verschiedener Adsorbentien die Werte von α für verschiedene zu adsorbierende Substanzen proportional sind, so ist wahrscheinlich, daß die Werte von α für neutrale Salze auch im Geschmackssystem gleich groß sind. Da der Wert für $\frac{1}{n}$ im allgemeinen sehr wenig variiert, darf man annehmen, daß er für Salze auch im Geschmackssystem gleich 1 ist. Danach vereinfacht sich für die Neutralsalze Gleichung (7) auf:

$$D\, c_r = \text{konst.}$$

Die Diffusionskoeffizienten der Elektrolyten sind um so größer, je schneller ihre Ionen wandern. Bei den von RENQVIST angewandten Elektrolyten besitzen die *Anionen* so *ziemlich* die *gleiche Wanderungsgeschwindigkeit*. Die relative Diffusionsgeschwindigkeit wird also vorzugsweise durch die *Kationen* bestimmt werden. Die Wanderungsgeschwindigkeit der verwendeten Kationen nimmt in der Reihenfolge K, Na, Li ab. Deshalb muß der Diffusionskoeffizient in der Gruppe jedes Anions in der gleichen Reihenfolge herabgehen. Wenn Dc_r also konstant sein soll, so müßte in der Gruppe jedes Anions die Schwellenkonzentration in derselben Reihenfolge herabgehen. Es lehrt also schon ein Blick auf die Tabelle 9, daß die aufgestellte Gleichung wenigstens annähernd Gültigkeit besitzt. Tatsächlich ist das Produkt Dc_r auch eine Konstante.

Tabelle 9.

Salze	D	c_r	$D \cdot c_r$
KNO_3	1,41	0,0047	0,0066
$NaNO_3$	1,14	0,0052	0,0059
KBr	1,47	0,0048	0,0071
NaBr	1,18	0,0056	0,0066
LiBr	1,00	0,0069	0,0069
KCl	1,46	0,0071	0,0100
NaCl	1,17	0,0074	0,0087
LiCl	1,00	0,0083	0,0083
NH_4Cl	1,45	0,0047	0,0068

In der ersten Spalte der Tabelle sind die Salze angeführt, in der zweiten der Diffusionskoeffizient, in der dritten die Schwellenkonzentration in n-Lösungen, in der vierten das Produkt Dc_r, das tatsächlich annähernd konstant ist.

RENQVIST hat zur Prüfung der Annahme von der Adsorption als adäquaten Reiz des Geschmackssinnes noch die *Dauer einer Geschmacksempfindung* unter verschiedenen Umständen untersucht. Durch Integration der Gleichung

$$\frac{dx}{dt} = k\,(x_\infty - x) \tag{1}$$

bestimmte er:

$$t = m\,\frac{1}{D}\ln\frac{c}{c_r}. \tag{2}$$

Die Formel zeigt, wie auch eine einfache Überlegung ergibt, daß die *Geschmacksempfindung* um so *längere Zeit* andauert, je *größer* die *Konzentration* c der zu schmeckenden Lösung und je *kleiner* ihre *Schwellenkonzentration* c_r ist, je *langsamer* die *Substanz diffundiert* und je größer ihr Adsorptionsexponent ist. Bestimmt man also t und kennt man c, so ist man mit Hilfe der Gleichung (2) in der Lage c_r, die Schwellenkonzentration, zu errechnen. Aus der Tabelle 10 geht hervor, daß man tatsächlich zu annähernd übereinstimmenden Werten gelangt.

Die Adsorptionsvorgänge werden offenbar unter dem Einfluß eines jeden Schmeckstoffes stattfinden, der in das Geschmackssystem eingebracht wird.

Elektrische Potentialdifferenzen sind dagegen nur dann zu erwarten, wenn die Schmecksubstanz ein Elektrolyt und daher elektrolytisch dissoziiert ist.

Tabelle 10.

	Rohrzucker	Harnstoff	KOH
c_r experimentell bestimmt	0,02	0,09	0,001
c_r berechnet	0,02	0,06	0,002

Die Annahme von elektrischen Vorgängen im Geschmackssystem findet sich schon in den älteren Arbeiten von Herlitzka[1]). Es handelt sich dabei um die Aufdeckung von Beziehungen, die zwischen dem Geschmack eines Salzes und seiner Zersetzungsspannung bestehen sollen, die aus den sog. Normalpotentialen der Metalle errechnet wurde. Es wurden verschiedene Reihen von Salzen aufgestellt, in der einen war die Zersetzungsspannung der Elektrolyte positiv, in einer zweiten negativ. Eigentümlicherweise wird auch noch eine dritte angeführt, in der die Zersetzungsspannung für einige Angehörige positiv, für andere negativ ist. In der ersten Reihe befinden sich die Substanzen, die einen bitteren oder süßen Geschmack aufweisen, in der zweiten, die von Geschmack salzig sind und in der dritten endlich diejenigen, die gleichzeitig bitter oder süß und salzig schmecken.

Die Einordnung der Salze in die dritte dieser Reihen, bei denen die Zersetzungsspannung positiv oder negativ sein kann, läßt aber so viel Willkür erkennen, daß man starke Zweifel an der Zulänglichkeit der theoretischen Voraussetzungen nicht unterdrücken kann. So beträgt die Zersetzungsspannung des $ZnSO_4 + 0{,}6307$; daher müßte dieses Salz bitter oder süß schmecken, und trotzdem findet es sich unter diejenigen Salze eingeordnet, die auch noch einen salzigen Geschmack besitzen. Ebenso befinden sich in dieser Reihe Salze mit einem sehr stark negativen Wert für die Zersetzungsspannung, die also nur salzig schmecken sollen und doch auch einen bitteren oder süßen Geschmack aufweisen. Ein anderer, sehr wesentlicher Einwand gegen dieses System ist der, daß der Geschmack der Salze nicht hinlänglich genau ermittelt wurde. Dies kann nicht auf qualitativem Wege allein, sondern nur über die Mischungsgleichungen[2]) geschehen.

Sehr viel eindringlicher sind die elektrischen Erscheinungen im Geschmackssystem von Renqvist geprüft worden. Die *Potentialdifferenzen*, die von den Elektrolyten hervorgerufen werden, können im wesentlichen an zwei Stellen ihren Sitz haben: entweder zwischen der Schmecklösung und den Geschmackszellen oder zwischen der Schmecklösung und der in den Geschmacksknospen enthaltenen Flüssigkeit. Da in dem Porus der Geschmackskörperchen wegen seiner großen Enge unter normalen Bedingungen eine Strömung nicht stattfinden kann, muß aller Austausch zwischen der Flüssigkeit außerhalb und derjenigen innerhalb der Knospen durch *Diffusion* stattfinden. Deshalb kann man sich sehr gut vorstellen, daß an dieser Stelle ein Diffusionspotential seinen Sitz hat. Dieses kann indessen nur kurze Zeit seinen Charakter beibehalten, denn die Diffusion verändert auf jeden Fall ihre Größe. Auch werden in dem Geschmackssystem Membranen ihre Rolle entfalten, welche die einen Ionen *leichter durchlassen* als die anderen.

Von Donnan[3]) wurde die Potentialdifferenz bestimmt, welche sich an Membranen bildet, wenn die Diffusion aufgehört hat und auf beiden Seiten Gleichgewicht besteht. Das Membranpotential stellt also den endgültigen Wert des Potentials dar. Größe und das Vorzeichen dieses Potentials lassen sich berechnen, wenn die wirksamen Stoffe und ihre Konzentrationen zu beiden Seiten der Grenzflächen bekannt sind. Die Zusammensetzung der *Geschmackslösung* ist bekannt. Als Anteil auf der anderen Seite nennt Renqvist die *Speichelflüssigkeit*, die eine kolloide Lösung darstellt. Indessen übt dies auf den Vorgang der Diffusion

[1]) Herlitzka, A.: Contributo all'analisi fisico-chimica del sapore dei sali. Arch. di fisiol. Bd. 7, S. 557. 1909.

[2]) S. S. 363.

[3]) Donnan, F. G.: Theorie der Membrangleichgewichte und Membranpotentiale bei Vorhandensein von nicht dialysierenden Elektrolyten. Ein Beitrag zur physikalisch-chemischen Physiologie. Zeitschr. f. Elektrochem. Bd. 17, S. 572. 1911.

fast keinen Einfluß aus, weil bei der geringen Konzentration des Schleims und der Epithelien (0,22% nach Hammerbacher) die Wanderungsgeschwindigkeit der Ionen kaum verändert wird.

Was die *Zusammensetzung* dieses zweiten Teils der Kette anbelangt, so kann man sagen, daß sein wesentlichster Elektrolyt ein Kaliumsalz ist, gleichgültig ob es sich um den in den Geschmackskörperchen vorhandenen Speichel oder die im Protoplasma vorhandene Flüssigkeit handelt. Die Konzentration kann man einer 0,014—0,057molaren KCl-Lösung gleichsetzen.

Die Größe der Potentialdifferenz läßt sich nunmehr nach der Planckschen Formel berechnen:

$$E = 0{,}0576 \log \xi ,$$

worin ξ eine Hilfsgröße ist, die graphisch oder durch Versuche bestimmt werden kann. Aber auch ohne diese Bestimmung lassen sich Größe und Vorzeichen der elektromotorischen Kraft bei verschiedenen Geschmackslösungen schätzen. Die eine Lösung der Kette enthält stets ein Kaliumsalz, dessen beide Ionen (s. Tabelle 11) eine nahezu gleich große Wanderungsgeschwindigkeit haben. Größe und Vorzeichen der Potentialdifferenz werden also vorzugsweise von der Wanderungsgeschwindigkeit der *Ionen des Elektrolyten* der Geschmackslösung abhängen. Wandern diese ziemlich gleich schnell und weicht ihre Konzentration von der des KCl nicht erheblich ab, so wird das Potential sehr klein, beinahe Null sein. Sind dagegen die Wanderungsgeschwindigkeiten der Ionen sehr verschieden voneinander, so wird das Potential auch schon bei geringer Konzentration der Geschmackslösung größer sein.

Tabelle 11. Wanderungsgeschwindigkeiten bei 18° C.

Kationen		Anionen	
H	315,0	Cl	65,5
Na	43,5	Br	67,0
K	64,6	J	66,5
Li	33,4	F	46,6
Rb	67,5	OH	174,0
NH_4	64,0	NO_3	61,7
$^1/_2$ Ca	51,0	ClO_3	55,0
$^1/_2$ Mg	45,0	ClO_4	64,0
$^1/_2$ Ba	55,0	$CH_3C\langle^{O}_{O}$	35,0

KCl wird also im *Geschmackssystem* eine *geringere Potentialdifferenz* erzeugen als LiCl. Das *Kaliumacetat* eine *größere* als *Lithiumacetat*.

Auch auf das Vorzeichen der Potentialdifferenz kann ein Schluß gezogen werden. Da in der inneren Lösung die Ionen K' und Cl' fast gleich schnell wandern, so muß auch das Vorzeichen lediglich von der Wanderungsgeschwindigkeit der Ionen des Elektrolyten der Geschmackslösung abhängen. Wandert das Kation rascher als das Anion, so wird in der elektrischen Doppelschicht, die sich ausbildet, die nach den Geschmackskörperchen gelegene positiv. Wandert das Anion schneller, so wird die innere Schicht negativ. Zu einer ersten Gruppe lassen sich also sämtliche Säuren, zu einer zweiten sämtliche Basen vereinigen.

Ist die Konzentration der beiden Lösungen gleich groß, so vereinfacht sich die Formel von Planck zu:

$$E = 0{,}0576 \log \frac{u_1 + v_2}{u_2 + v_1} ,$$

wovon u_1 und v_1 die Wanderungsgeschwindigkeiten des Kations und Anions des Geschmackselektrolyten u_2 und v_2 diejenigen des im Innern befindlichen Elektrolyten, also des K- und Cl-Ions sind.

Renqvist hat im Anschluß an diese Darlegungen auch die Beziehungen zu ermitteln gesucht, die zwischen der Geschmacksqualität der Elektrolyten und der Größe und dem Vorzeichen der von den Elektrolyten im Geschmackssystem erzeugten Potentialdifferenzen bestehen. Seine Befunde sind, weil sie sich nur auf die qualitative Ermittlung des Geschmackes von Elektrolytenlösungen bei mittleren Konzentrationen stützen, nicht genügend gesichert. Immerhin stimmen die von ihm gefundenen Regeln für eine Anzahl von Fällen und treffen gelegentlich für die Hauptgeschmacksqualität eines Salzes zu.

In dem Falle, daß die beiden Ionen des zu schmeckenden Elektrolyten schnell wandern, ist nach seinem Befunde der Geschmack bitter oder fade. Als Beispiele werden KCl, KBr, KJ, $KClO_3$ und $KClO_4$ angeführt, ebenso das Lithiumacetat und, wenn auch nicht so deutlich, das Natriumacetat.

Bildet sich eine Potentialdifferenz und ist die Wanderungsgeschwindigkeit des Kations kleiner als die des Anions, so ist der Geschmack salzig: NaCl, NaBr, NaJ. Ist die Geschwindigkeit des Kations noch kleiner im Verhältnis zur Geschwindigkeit des Anions, so erhält der Geschmack eine süße Nuance (LiCl, LiBr, LiJ). Ist die Wanderungsgeschwindigkeit des Kations bedeutend kleiner als die des Anions, so ist der Geschmack süß (KOH, NaOH). Bildet sich eine Potentialdifferenz und ist die Wanderungsgeschwindigkeit des Kations *größer* als die des Anions, so ist der Geschmack säuerlich oder sauer (K, Natriumacetat, Kaliumacetat). Wenn die Geschwindigkeit des Kations viel größer ist als die des Anions, so ist der Geschmack rein sauer. Hier sind als Beispiele die Säuren anzuführen.

Die Regeln Renqvists treffen für *mittlere Konzentrationen* der Elektrolyten mit einiger Annäherung zu. Daß der Geschmack der von Renqvist untersuchten Elektrolyten bei niederen Konzentrationen süß ist, wird auf hydrolytische Dissoziation beim Diffundieren zurückgeführt. In der Lösung sind dann freie H- und OH-Ionen vorhanden. Von diesen werden die ersteren sofort durch die OH-Ionen des Speichels und der Gewebe neutralisiert, während die letzteren freibleiben. Der süße Geschmack der Elektrolyten bei niedrigen Konzentrationen ist dann nicht auf diese selbst, vielmehr auf die OH-Ionen zurückzuführen. Mit steigender Konzentration nimmt die Hydrolyse ab, der Geschmack ist auch dann nicht mehr süß.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß wir durch die bisherigen Bemühungen verschiedener Forscher, vor allem Renqvists, einen gewissen Einblick in die komplizierten Vorgänge bekommen haben, die sich im Geschmackssystem bei Einbringen einer Schmecklösung abspielen. *Zweierlei* Prozesse stehen im Vordergrund, einmal der der *Adsorption*, zum zweiten die *Ausbildung von Potentialdifferenzen* bei Anwendung von Elektrolyten. Während wir nun über diese Erscheinungen einigermaßen unterrichtet sind, lassen unsere Kenntnisse vom Zustandekommen der Reizung der peripheren Elemente beinahe noch alles zu wünschen übrig. Es ist aber zu hoffen, daß wir auch in dieses Gebiet auf dem bereits gewiesenen Weg einzudringen vermögen.

VI. Die Geschmacksempfindungen.

Die Aufgabe einer Lehre von den Geschmacksempfindungen kann dahin umgrenzt werden, daß die *Empfindungen*, die sich durch alle möglichen Reize erzeugen lassen, *in systematischer Weise zu ordnen* sind. Die Schwierigkeiten, die sich einem solchen Unternehmen entgegenstellen, sind im allgemeinen nicht geringer als bei anderen Sinneswerkzeugen, z. B. dem Gesicht. Sie beruhen *teilweise* auf *Eigentümlichkeiten* des *Geschmackssinnes*, *teilweise* aber auch auf *Besonderheiten* der *einwirkenden Reize*.

Eine gewisse Vereinfachung gegenüber dem Auge ist aber schon darin zu erblicken, daß sich ein *Eigengeschmack* — in Analogie mit dem *Eigenlicht* der Netzhaut — im allgemeinen *nicht bemerkbar* macht. Halten wir die Zunge völlig ruhig im Munde, so nehmen wir niemals irgendeinen Geschmack wahr, vorausgesetzt natürlich, daß das Sinnesorgan längere Zeit zuvor schon nicht mehr benutzt wurde und jeder Reiz sorgfältig ferngehalten wird. Wir erleben aber auch keine Geschmacksempfindung, wenn wir die Zunge in der Mundhöhle

bewegen und sie etwa am Gaumen oder an den Zähnen reiben. Dies gilt natürlich nur unter der Voraussetzung, daß diese zuvor sorgfältig gereinigt wurden. Es darf nämlich nicht geschehen, daß sich *Reste* einer früher eingenommenen *Mahlzeit*, die zwischen den *Zähnen haften* geblieben sind, durch *Zungenbewegungen loslösen* und so zum Auftreten einer Geschmacksempfindung Anlaß geben.

Man erlebt aber gelegentlich beim *Vorstrecken der Zunge* aus der *Mundhöhle* gewisse Sensationen, die an Geschmackseindrücke — schwach salzig oder sauer — erinnern. Sie sind allerdings im allgemeinen so wenig ausgeprägt, daß die Entscheidung der Frage, ob es sich dabei wirklich um *Empfindungen* oder um *Sinnestäuschungen* handelt, sehr schwer fällt. Jedenfalls wird der Zustand absoluter Ruhe, in welchem sich das Geschmacksorgan im Munde befindet, durch Vorstrecken der Zunge gestört, und es wäre denkbar, daß dadurch Beobachtungen über den Erfolg objektiver Reize in gewisser Weise beeinflußt werden. Indessen hieße es zu weit gehen, wenn man hierbei von einem richtigen Eigengeschmack im Sinne des Eigenlichts reden wollte, da *diese Geschmacksempfindungen* durch die *Salze des Speichels* verursacht sein können, die bei Verdunstung des Wassers eine Konzentrationsvermehrung erfahren.

Im *Gebiete* des *Geschmackssinnes* macht sich also der *Eigengeschmack* bei der Untersuchung und Ordnung der Empfindungen nur *gelegentlich* unter ganz besonderen Umständen und in *geringem Maße geltend*. In höherem Grade sind es Erscheinungen der *„Umstimmung"* des *Geschmacksorgans*, die bei der Untersuchung der Einwirkung von Reizen hinderlich sind. Diese äußern sich darin, daß das Sinneswerkzeug eine gewisse Zeit nach seiner Beanspruchung nicht mehr so arbeitet wie in der Norm. Es beantwortet nämlich einen *objektiv gleichen Reiz vor* und *nach* der *Umstimmung* mit einer *Empfindung anderer Qualität*. Eine solche Umstimmung tritt stets ein, wenn man bestimmte Reize längere Zeit auf das Sinneswerkzeug hat einwirken lassen und ihm nicht genügend Zeit gelassen hat, sich auszuruhen, d. h. in den ursprünglichen Zustand überzugehen. Es sind dann *Kontrast-* und *Nachgeschmäcke*, die bei einer Ordnung der Empfindungen stören und sich in gleicher Weise äußern, wie wenn ein wirklicher Geschmacksreiz eingewirkt hätte.

Weiter ist sehr erschwerend, daß die äußeren Reize bei jedem Menschen verschiedene physiologische Erfolge auslösen, die sich nur unter ganz bestimmten Bedingungen vergleichen lassen.

Hierzu kommen endlich gewisse Schwierigkeiten in der Entfernung der Geschmacksstoffe, die auf das Sinnesfeld aufgebracht wurden. Diese sind in dem anatomischen Bau des Organs begründet, in den vielen Gruben und Schluchten der Papillen, sowie in den engen Geschmackspori, in denen die Geschmacksstoffe leicht haften bleiben. Dabei spielen auch oft *Adsorptionserscheinungen* eine Rolle, die noch an anderer Stelle ausführlich besprochen werden müssen.

Hinderlich für die Aufstellung einer Lehre von den Geschmacksempfindungen sind aber nicht allein gewisse Eigentümlichkeiten im Verhalten des Sinneswerkzeugs, sondern auch solche von seiten der Reize. Diese wirken nämlich nicht immer oder nicht in jeder Konzentration auf den *Geschmackssinn* allein ein, sondern auch auf benachbarte Sinne, *Geruch*, *Getast*, *Temperatur-* und *Schmerzsinn*, wobei dann *Empfindungskomplexe* entstehen, die psychisch nicht ohne weiteres in ihre Bestandteile aufzulösen sind. Weiter ist als störend für die Untersuchung in Betracht zu ziehen, daß eine Begrenzung der Zahl der Geschmacksstoffe nicht möglich ist, da uns jeder Tag aus den chemischen Laboratorien neue Körper bringt, die einen Geschmack aufweisen.

1. Die Einwirkung der schmeckenden Substanzen auf die benachbarten Sinneswerkzeuge.

Viele *chemische Stoffe*, die nach ihrer Auflösung in Wasser oder im Mundspeichel als Geschmacksreize in Betracht kommen, wirken, wie eben angedeutet wurde, *nicht allein* auf das *periphere Geschmacksfeld* ein, sondern auch auf die *benachbarten Sinneswerkzeuge*. Haben wir doch in der Umgebung der Papillen mit den spezifischen Sinneselementen für den Geschmack überall auch Empfangsapparate für den *Druck-*, *Schmerz-* und *Temperatursinn*, die in der Schleimhaut der Zunge viel *freier* liegen als in der äußeren Haut und deshalb von Reizen leichter erreicht werden können. Als Sinneswerkzeuge, die gleichzeitig mit dem Geschmack durch Einbringen einer Lösung in den Mund gereizt werden können, kommen also Druck-, Schmerz- und Temperatursinn in Frage. Zu diesen Sinnesfeldern, die sich mit dem des Geschmacks durchflechten, gesellt sich dann noch das des Geruchs hinzu, das etwas abgelegener ist. Es kann aber mitgereizt werden, indem entweder die Schmeckstoffe selbst flüchtig sind und auf den Geruch einwirken, oder aber dadurch, daß die betreffenden Substanzen Veränderungen in der Schleimhaut der Mundhöhle setzen, bei denen riechende Verbindungen entstehen. Die riechenden Teilchen mengen sich dem Ausatmungsluftstrom bei und gelangen mit diesem aufsteigend zum peripheren Geruchsfeld.

Wenn aber ein Reiz nicht allein auf den Geschmackssinn, sondern auch auf diese benachbarten Sinneswerkzeuge einwirkt, so entstehen eigenartige Empfindungskomplexe, die sinnlich durchaus den Eindruck des *Einheitlichen* machen. Es kann also von ihnen auf *direktem Wege nicht gesagt* werden, daß sie sich aus mehreren Anteilen zusammensetzen, und in welchem Grade die einzelnen Sinneswerkzeuge erregt sind. Wir können dann verstehen, daß die Ordnung und Gliederung der Geschmacksempfindungen ursprünglich große Schwierigkeiten verursacht hat, und daß vieles hinzugezählt wurde, was mit dem Geschmacke selbst nur in geringem Maße in Beziehung steht.

Es fragt sich nun, welcher Art die Empfindungen sind, die durch Einwirkung von Geschmacksreizen auf die benachbarten Sinneswerkzeuge entstehen, und ob es gelingt, sie aus den gesamten psychischen Komplexen abzusondern. Hier ist in erster Linie der Einwirkung von *Geschmacksstoffen* auf den *Tast-* und *Schmerzsinn* zu gedenken. In ihrem geringsten Grade macht sich diese in einem feinen „Prickeln" bemerkbar, einer Empfindung von *diskontinuierlichem Charakter*, die auftritt, wenn wir z. B. eine kohlensäurehaltige Lösung in den Mund nehmen. Es kann sich aber auch um eine gewisse „*Schärfe*" handeln, die in der Geschmackslösung zur Geltung kommt und zweifellos im *unangenehmen Sinne* gefühlsbetont ist. Bei diesen beiden Empfindungen ist vorerst schwer zu sagen, durch welches Sinneswerkzeug sie vermittelt werden, durch den *Druck-* oder *Schmerzsinn* oder etwa durch beide.

In Übereinstimmung mit der Ansicht von v. Frey[1]), daß die Vibrationsempfindung eine Qualität des Drucksinnes ist, fühlt man sich versucht auszusagen, daß das *Prickeln* durch eine *Reizung* des *Tastsinnes* verursacht wird. Die *Schärfe* könnte durch Erregung des Schmerzsinnes entstehen. Sie kann sich durch eine Reihe von Empfindungen, die nicht leicht zu beschreiben und zu benennen sind, durch ein *Stechen* und *Beißen* bis zum lebhaftesten Schmerze steigern, der so unerträglich werden kann, daß die Substanz zumeist sofort aus dem Munde entfernt werden muß. Beläßt man sie länger darin, so tritt wirklich eine Veränderung der oberflächlichen, ja sogar tieferen Epithelschichten ein. Erreicht diese höhere Grade, so treten arge Schmerzen auf, besonders wenn die schmeckende Lösung noch weiter im Munde verbleibt. Denn dann sind die Schmerznervenendigungen ihrer schützenden Hülle völlig beraubt und der Reizung leichter zugänglich.

Unter den Empfindungen, die durch Reizung der Druck- und Schmerznervenendigungen vermittels von Geschmacksstoffen in der Mundhöhle aus-

[1]) Frey, M. v.: Über Wandlungen der Empfindung bei formal verschiedener Reizung einer Art von Sinnesnerven. Psychol. Forsch. Bd. 3, S. 219. 1923.

gelöst werden, nimmt die der *Adstrinktion* eine eigenartige Stellung ein. Sie kann sich vom einfachen „Stumpfwerden" des Zahnfleisches oder, wie es oft *fälschlich* ausgedrückt wird, der *Zähne* bis zu ganz starken Graden des Verätzungsschmerzes steigern. Diese Empfindung tritt nach Einnahme von *Säuren, sauren Metallsalzen*, aber auch neutralen Salzen der Schwermetalle auf, die einer hydrolytischen Dissoziation unterliegen, hat also offenbar etwas mit der Gegenwart des H-Ions zu tun.

Die Empfindung der Adstrinktion ist von Herlitzka[1]) näher untersucht worden. Er hat zu diesem Zweck die verschiedenen Anteile der Mundhöhle mit Ausnahme der Zunge mit einer Gerbsäurelösung betupft, und zwar die der Wangen, der Lippen, des Zahnfleisches und des harten Gaumens. In allen diesen Fällen erlebt man in mehr oder minder hohem Grade die Empfindung der *Adstrinktion*. An den Zähnen läßt sich die Erscheinung *nicht* auslösen. Man kann aus diesen Versuchen schließen, daß sie mit dem Geschmackssinn *nichts* zu tun hat.

Sie beruht offenbar auf einer Verletzung der nervösen Endigungen des Tastsinnes in der Mundhöhlenschleimhaut, die entweder auf eine Wirksamkeit der Wasserstoffionen auf das Protoplasma zurückzuführen ist oder auf eine Fällung der Eiweißkörper durch die Metallsalze. Sowie sich der ursprüngliche Zustand der Schleimhaut wiederhergestellt hat, verschwindet die Empfindung des Adstringiertseins. Die *Geschmacksknospen* werden im allgemeinen von der *Läsion nicht betroffen*, nur im Falle der Anwendung einiger weniger Metallsalze, wie z. B. von Chromnitrat $Cr(NO_3)_3$, kommt es auch zu einer Mitverletzung der Geschmacksendigungen. Es treten dann nämlich genau so wie bei Anwendung von Kobaltchlorür $CoCl_2$ langanhaltende *Geschmacksparästhesien* auf; im Anschluß daran erscheinen alle Flüssigkeiten, die eingenommen werden, salzig.

Adstringierend wirken nach Herlitzka die Salze der Elemente der *1. Gruppe*, wie z. B. das

$CuSO_4$, $Cu(C_2H_3O_2)_2$, $AgNO_3$, $Ag(C_2H_3O_2)$, $AuCl_3$,

der *2. Gruppe*:

$BeSO_4$, $ZnSO_4$ und $Zn(C_2H_3O_2)_2$, $CdSO_4$, $Cd(C_2H_3O_2)_2$, $HgC_2H_3O_2$, $HgNO_3$, $Hg(C_2H_3O_2)_2$, $Hg(NO_3)_2$,

der *3. Gruppe*:

$Al(SO_4)_3$, $Al(C_2H_3O_2)_2$, $Y(NO_3)_3$, $Y(C_2H_3O_2)_3$, $La(NO_3)_3$, $TlCl_3$,

der *4. Gruppe*:

$TiCl_4$, $Ti(NO_3)_4$, $ZrOCl_4$, $Zr(NO_3)_4$, $SnCl_2$, $CeCl_3$, $Ce(C_3H_5O_2)_3$, $Pb(NO_3)_2$, $Pb(C_2H_3O_2)_2$, $Th(NO_3)_4$,

der *5. Gruppe*:

VCl_4, $NbCl_5$,

der *6. Gruppe*:

$CrCl_2$, $Cr(NO_3)_3$, $K_2Cr_2O_7$, $MoCl_2$, $MO_2(SO_4)_3$, UCl_4, $UO_2(NO_3)_2$, $UO_2(C_2H_3O_2)_2$,

der *8. Gruppe*:

$FeSO_4$, $Fe(C_3H_5O_3)_2$, $Fe_2(SO_4)_3$, $CoCl_2$, $RuCl_3$, H_2PdCl_6, $Pd(NO_3)_2$, $IrCl_3$, $PtCl_4$.

Adstringierend wirken ferner sehr viele Säuren, besonders HCl, HNO_3 und H_2SO_4.

Alle Salze, nicht nur die oben genannten, wirken von einer gewissen Konzentration ab auf den *Tast- und Schmerzsinn* ein. Will man den *Geschmack* dieser Körper bestimmen, so bleibt nichts anderes übrig, als die *ursprüngliche Lösung* zu *verdünnen*. Dies muß so lange fortgesetzt werden, bis keine Einwirkung auf die anderen Sinneswerkzeuge mehr wahrgenommen werden kann. Dieser Punkt ist nun nicht immer leicht zu bestimmen, da ja bei sehr ausgeprägtem Geschmack einer Lösung ein *restliches feines Prickeln* oder *Stechen* in dem *gesamten Empfindungskomplex* sich *bald* etwas *stärker, bald* wieder *schwächer bemerkbar* macht. Auch ist nicht gesagt, daß die Verdünnung in allen Fällen

[1]) Herlitzka, A.: Sul sapore metallico, sulla sensazione astringente e sul sapore dei sali. Arch. di fisiol. Bd. 5, S. 217. 1908.

zum Ziele führt, weil die Schwelle für die *Begleitempfindungen* nicht immer *höher* zu liegen braucht als für den *Geschmack*, der nur dann bestimmt werden kann, wenn er von einer gewissen Verdünnungsstufe ab allein zurückbleibt.

Wir sind ferner nicht imstande, durch *experimentelle Eingriffe* den *Anteil des Geschmackssinnes* in solchen *Empfindungskomplexen abzusondern*. Die *Ausschaltung* des *Schmerzsinnes* durch *Anaesthetica* ist nicht durchzuführen, weil diese zumeist auch den Geschmack im ungünstigen Sinne beeinflussen, wie z. B. Cocain oder Eucain[1]).

Ähnlichen Schwierigkeiten, wie den oben angeführten, begegnen wir auch bei denjenigen schmeckenden Stoffen, die nebenbei auf den *Kälte-* und *Wärmesinn* einwirken. Daß solche Begleitempfindungen bestehen, geht schon aus den Bezeichnungen „kühler" oder „brennender" Geschmack hervor. Auch in diesen Fällen kann man sich durch fortgesetzte Verdünnung der Schmecklösung zur Reindarstellung der Geschmacksempfindung nur dann helfen, wenn die Schwelle für die Temperaturempfindung erheblich höher liegt als für den Geschmackssinn. Ein Verfahren zur gesonderten Ausschaltung des Temperatursinnes kennen wir nicht. Zu denjenigen Stoffen, die auf den *Kältesinn* wirken, gehören vor allem *Menthol*, zu denjenigen, die den *Wärmesinn* beeinflussen, vorwiegend die *aliphatischen gesättigten Alkohole*.

Sehr viel einfacher als bei den bisher beschriebenen Begleitempfindungen, die bei Einwirkung von schmeckenden Stoffen auf das periphere Sinnesfeld des Geschmacks auftreten, liegen die Verhältnisse bei Stoffen, die auch *Geruchsreize* darstellen. Die meisten der Körper, die in dem Abschnitt „der Geruch" angeführt wurden, weisen auch einen Geschmack auf, wenn sie nur einigermaßen wasserlöslich sind. Wir sind nun imstande, den Geruch auf eine sehr einfache Weise auszuschalten, und zwar dadurch, daß wir nach dem Vorgang von Chevreul[2]) die *Nase verschließen*, so daß keine Luft bei der Ein- und Ausatmung zum peripheren Sinnesfeld streichen kann. Auf diese Weise hat man sich oft überzeugt, daß das, was als „Geschmack" von Stoffen angesehen wurde, in Wirklichkeit gar keiner ist, sondern daß hierbei vorzugsweise Empfindungen in Frage kommen, die durch den *Geruchssinn* vermittelt werden.

Bisher wurden die einzelnen Nebenwirkungen, die sich mit den Geschmacksempfindungen zu kombinieren pflegen, gesondert ins Auge gefaßt, d. h. es war von Stoffen die Rede, welche *gleichzeitig* auf den *Geschmacks-* und den *Drucksinn* oder *Schmerz-* oder *Temperatur-* oder *Geruchs*sinn einwirken. Es muß nun noch auf diejenigen Komplexe hingewiesen werden, in denen Empfindungen, die der Geschmackssinn vermittelt, auch mit solchen von *mehreren* der *benachbarten Sinneswerkzeuge* zu einer psychischen Einheit verbunden sind. Es sind nämlich alle Kombinationen von Empfindungsqualitäten der fünf *Modalitäten*: *Geschmacks-*, *Druck-*, *Schmerz-*, *Temperatur-* und *Geruchssinn* denkbar, und es gibt eine ganze Anzahl von Körpern, die, wenn auch nicht alle, so doch die Mehrzahl dieser Sinneswerkzeuge beeinflussen.

Zu diesen Stoffen gehören aus der anorganischen Chemie vor allem die *Laugen*, aus der organischen einige stark riechende Verbindungen, z. B. Campher, Menthon und Fenchon. Die Empfindungskomplexe, die durch die genannten Stoffe ausgelöst werden, lassen sich durch *zweierlei charakterisieren*. Erstens sind sie sinnlich direkt nicht sicher in psychische Bestandteile auszulösen, zweitens sind diese örtlich nur schwer richtig unterzubringen. Während wir also z. B. einen Dreiklang in seine Komponenten zergliedern lernen und ihn

[1]) S. S. 390.

[2]) Chevreul, G.: Des différentes manières dont les corps agissent sur l'organe du goût. Journ. de physiol. exp. Bd. 4, S. 127. Paris 1824.

als eine Einheit, aber auch Mehrheit erleben können, ist dies bei der Empfindung, die bei der Darbietung eines Geschmacksstoffes mit Nebenwirkungen auf andere Sinneswerkzeuge entsteht, nicht immer durchführbar. Es besteht nämlich eine eigenartige Abhängigkeit der psychischen Wirkungen von der Konzentration der dargebotenen Schmecklösung, besonders nach der Richtung der Möglichkeit der Auflösung der Empfindungskomplexe in ihre sinnlichen Anteile.

Nehmen wir die Lösung irgendeines Salzes, z. B. Ammonchlorid. Solange es sich um geringe Konzentrationen handelt, werden die reinen Geschmackswirkungen allein zugegen sein. Verstärken wir die Konzentration, so werden diese wohl noch vorherrschen, es wird sich aber gleichzeitig eine gewisse „Schärfe" bemerkbar machen, die zuvor gefehlt hat und als etwas Neues hinzukommt. Wir sind nun bis zu einem gewissen Grade imstande, uns mit der *Aufmerksamkeit* auf die *Schärfe* einzustellen, oder auf den *Geschmack*, also mehr auf das eine als das andere zu achten, es wird uns aber nicht recht gelingen, diese einzelnen Bestandteile aus dem gesamten Komplex herauszulösen, für sich gesondert festzuhalten und sie nebeneinander zu erleben. Sie sind miteinander in ganz besonders inniger Weise verflochten, und dieser Zusammenhang ist nicht zu lösen. Verstärkt man die Konzentration, so wird mit der Geschmacks- auch die Nebenempfindung verstärkt.

Es kann aber geschehen, daß mit Steigerung der Konzentration die Wirkung auf die anderen Sinneswerkzeuge eine *weitaus stärkere* wird als auf den Geschmack. Dann werden natürlich die durch diesen Sinn vermittelten Empfindungen allmählich zurückgedrängt, bis sie die untergeordnete Rolle spielen. In allen diesen Fällen erleben wir die *verschiedenartigen Empfindungen aus* diesem Komplex *niemals nebeneinander*, sondern zu einer fast *untrennbaren Einheit verschmolzen*. Man kann sich da sehr wohl denken, daß an ihr verschiedene Sinneswerkzeuge beteiligt sind, man kann es sogar mit großer Bestimmtheit behaupten, aber man kann nicht sagen, *welche Sinneswerkzeuge* und in *welchem Grade* sie betroffen sind.

Daß wir nicht sagen können, in welchem Maße die einzelnen Sinne erregt wurden, ist nicht weiter befremdlich. Wir vermögen über den Intensitätsfaktor der Empfindungen auch bei einem Sinneswerkzeug wie dem *Gehör* nur sehr unvollkommenen Aufschluß zu geben, wenn es gleichzeitig von mehreren Reizen getroffen wird. Daß wir nicht aussagen können, welche Sinneswerkzeuge an dem Komplex beteiligt sind, liegt hauptsächlich daran, daß sich ihre Felder mit dem des Geschmacks überlagern und wir eine Lokalisation der Empfindungen so nicht durchführen können. Dies ist an Stellen, wo die verschiedenen Receptoren durcheinanderliegen, nicht weiter befremdlich, wohl aber an Stellen, wo sie getrennt sind. Gibt es doch einen von Papillen *stark* und einen *nicht* besetzten Bereich. Es wird aber trotzdem niemand bei Darbietung einer Geschmackslösung auf der Zunge sagen können, daß er auf dem papillenfreien Feld in der Mitte der Oberfläche keine Geschmacksempfindungen erlebt, daß dort aber z. B. Stichschmerz ausgelöst wird. Die Geruchsempfindung, die bei Darbietung eines Riechstoffes auf der Zunge entsteht, lokalisieren wir dorthin, wo wir die Geschmacks- und Tastempfindung haben. Dies liegt daran, daß wir, wie an anderer Stelle auseinandergesetzt wurde, mit dem *Geruch nicht lokalisieren* können.

2. Die Klassifikation der Geschmacksstoffe nach ihrer sinnlichen Wirkung.

Die Zusammenstellung von schmeckenden Stoffen zu bestimmten Gruppen, geordnet nach ihrer Wirkung, bereitet deswegen geringere Schwierigkeiten als die Durchführung der gleichen Aufgabe beim Geruchssinn, weil wir tatsächlich

eine ganze Anzahl von Körpern kennen, die sich unter gewissen Bedingungen mit Hilfe des Geschmacks *nicht* voneinander sondern lassen. Sichtet man die große Anzahl von Schmeckstoffen aus der anorganischen und organischen Chemie, so fällt vor allem auf, daß viele den gleichen Geschmack aufweisen, soweit eine oberflächliche Prüfung der Verhältnisse auszusagen gestattet. Eine Qualität, die in der Reihe der Schmeckstoffe sehr häufig wiederkehrt, ist die *saure*. Ebenfalls sehr häufig kommt *Bitter* vor, weniger oft Süß, sehr selten ein reines Salzig. Daneben gibt es noch eine ungemessen große Zahl von Körpern, die *Mischgeschmäcke* aufweisen, die z. B. sauer und süß, oder salzig, bitter und sauer schmecken.

Es war also fürs erste notwendig, die Körper von gleichem Geschmack ausfindig zu machen und zu Gruppen zusammenzufügen. Der Geschmack dieser Stoffe konnte dann mit einem *einheitlichen* und *eigenen* Namen bezeichnet werden[1]).

Es hat fast 100 Jahre gedauert, bevor wir zu einer einigermaßen brauchbaren *Gruppeneinteilung* gelangten. Dies lag hauptsächlich daran, daß uns auch auf diesem Gebiete der Chemiker die geeigneten Stoffe auf synthetischem Wege oder durch Absonderung aus komplizierten Gemengen in Pflanzenteilen erst liefern mußte. Es handelte sich aber nicht allein um die Darstellung dieser Stoffe, sondern auch um ihre *Reindarstellung*, also Befreiung von allen anhaftenden Verunreinigungen, durch die der Geschmack beeinflußt werden kann.

Die jetzt allgemein als gültig anerkannte Annahme von 4 Geschmacksqualitäten *bitter*, *salzig*, *sauer* und süß ist auf Fick[2]) zurückzuführen. Ihre Vertreter wirken in jeder Konzentration auf den Geschmackssinn ein, nur gesellen sich mit steigender Konzentration vorwiegend bei Vertretern des salzigen und sauren Geschmacks den Salzen und Säuren auch noch Empfindungen von seiten anderer Sinneswerkzeuge (Tast-, Temperatur- und Schmerzsinn) hinzu. Auf diese Weise entstehen Empfindungskomplexe, die psychisch nicht in ihre Bestandteile zu sondern sind und daher den Eindruck von etwas Neuartigem machen.

Lange Zeit hindurch wurde zu den Grundqualitäten des Geschmacks auch der *laugige* und *metallische* hinzugezählt. Wenn man schwache Lösungen einer Lauge oder eines Schwermetallsalzes in den Mund nimmt, so erlebt man eigentümliche komplexe Empfindungen, die scheinbar etwas Neuartiges darbieten und weder untereinander, noch mit einer der reinen Qualitäten bitter, salzig, sauer und süß übereinstimmen. So wird es verständlich, daß man im „*Laugigen*" und „*Metallischen*" neue Prinzipalempfindungen erblickte. Genauere Untersuchungen dieses Gegenstandes — beim laugigen „Geschmack" durch v. Frey[3]) und beim metallischen durch v. Frey[4]) und Herlitzka[5]) — haben gelehrt, daß das Eigenartige der beiden „Geschmäcke" auf begleitenden *Geruchsempfindungen* beruht.

Die Rolle des Geruchssinnes bei der Wahrnehmung des *Laugigen* ergibt sich aus einem sehr einfachen Versuch. Man verschließt die Nase mit einer Klemme und bringt 10 ccm einer 0,01 n NaOH in den Mund. Diese Lösung schmeckt auf der Zungenspitze süß, auf dem Zungengrunde schwach bitter. Begleiterscheinungen sind ein schwaches Brennen sowie eine gewisse „Glätte" beim Hin- und Herbewegen der Zunge. Der Gesamteindruck ändert

[1]) Vgl. hier J. Larguier des Bancels: Les sensations gustatives. L'année psychol. Bd. 15, S. 213. 1909 und E. A. McCulloch Gamble: Taste sensations. Psychol. bull. Bd. 7, S. 388. 1910.

[2]) Fick, A.: Anatomie und Physiologie d. Sinnesorg. Lahr 1864.

[3]) Frey, M. v.: Der laugige Geruch. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 136, S. 276. 1910.

[4]) Frey, M. v.: Verhandl. d. Naturforsch. u. Ärzte, Kassel 1903, 2, V, 2. Hälfte, S. 409.

[5]) Herlitzka, A.: Sul sapore metallico, sulla sensazione astringente et sul sapore dei sali. Arch. di fisiol. Bd. 5, S. 217. 1908.

sich nicht, wenn man die Lösung verschluckt. Sowie die Nase geöffnet wird, tritt der „laugige Geschmack" vor. Damit ist der Beweis geliefert, daß an dem Zustandekommen des Laugigen auch der Geruch beteiligt ist.

Nun sind bekanntlich die reinen Metallhydroxyde wie auch ihre wässerigen Lösungen vollkommen geruchlos. Es müssen also an dem Auftreten einer Geruchsempfindung chemische Umsetzungen beteiligt sein, die sich nach Einbringen dieser Substanzen in der Mundhöhle abspielen. Wie weitere Versuche gezeigt haben, beruht der laugige Geruch auf der Entwicklung flüchtiger Basen, zu denen vor allem *methyliertes Ammoniak* gehört. Der Geruch, der nach Einnahme einer 0,002 n NaOH (bei dieser Verdünnung findet fast keine Einwirkung auf den Geschmack statt) entsteht, ist völlig identisch mit dem einer *Trimethylaminchloridlösung*, die zu 1 : 100 000 verdünnt ist. Das methylierte Ammoniak ist kein ursprünglicher Bestandteil des Speichels; es stammt vielmehr aus den Zerfallsprodukten der Epithelien.

Nach v. Frey und Herlitzka handelt es sich auch im *„Metallischen"* um eine *Geruchs-, nicht um eine Geschmackskomponente.* Man kann sich auf einfache Weise davon überzeugen, wenn man die Lösung eines Schwermetallsalzes in den Mund nimmt und nach Aufkommen der Empfindung des „Metallischen" die Nase schließt. Der metallische Geschmack ist dann sofort vorüber, während der gesamte übrige Empfindungskomplex, die Einwirkung auf den Geschmacks-, Tast- und gegebenenfalls Schmerzsinn, bestehen bleibt. Ebenso hat man niemals die Empfindung des „Metallischen", wenn man die Zunge vorgestreckt in die Lösung eines Schwermetallsalzes tut. Erst beim Zurückziehen der Zunge in die Mundhöhle tritt die Empfindung des Metallischen auf.

Die Elemente, welche im dissoziierten Zustand die Empfindung des „Metallischen" hervorrufen, sind, soweit bis jetzt überblickt werden kann, Cu, Ag, Au, Zn, Cd, $Hg^{\cdot}$ und $Hg^{\cdot\cdot}$, Tl, Sn, V, Mo, $Fe^{\cdot\cdot}$ und $Fe^{\cdot\cdot\cdot}$, Pd und Pt.

Die *Zahl der Salze*, die *einen „metallischen" Geruch* aufweist, ist *relativ gering* gegenüber derjenigen, die *adstringieren.* Im allgemeinen kann man sagen, daß alle Salze, die einen *metallischen Geruch* aufweisen, auch *adstringieren.* Umgekehrt haben nicht alle adstringierenden Salze auch den metallischen Geruch.

Die Grundlage dieser beiden Erscheinungen ist also durchaus keine gemeinsame. Dies geht schon daraus hervor, daß z. B. die starken Säuren, wie Salz-, Salpeter- und Schwefelsäure, in stärkerer Konzentration adstringieren, ohne daß sie deshalb den metallischen Geruch aufweisen. Bemerkenswert ist auch, daß nach Einbringen einer Schwefelsäurelösung in den Mund die Erscheinung der „Adstrinktion" allmählich verschwindet, auch wenn die gewählte Lösung recht konzentriert war, daß dagegen die Empfindung des „Metallischen" lange Zeit hernach oft über 24 Stunden bestehen kann. Auch ist wichtig zu erwähnen, daß die Schwellenwerte für die Empfindung des „Adstringiertseins" und für die des „Metallischen" nicht zusammenfallen. Eine $^n/_{20000}$ Kupfersulfatlösung gibt bereits den metallischen Geruch, adstringiert aber durchaus noch nicht.

In beiden Fällen, bei den Basen wie bei den Salzen der Schwermetalle, ist aber — abgesehen vom Geruch — die Wirkung auf unsere Sinneswerkzeuge in der Mundhöhle (Geschmack, Getast, Temperatur- und Schmerzsinn) eine so außerordentlich komplizierte, daß es bisher nicht gelungen ist, eine strenge Analyse dieser Empfindungskomplexe durchzuführen. Das ist aber *kein hinreichender Grund* zu erklären, daß alkalisch bzw. metallisch *eigene Prinzipalqualitäten* des *Geschmacks* sind oder sein könnten. Bei den Basen läßt sich dieser Einwand leicht durch den Hinweis beseitigen, daß sie in großer Verdünnung einen reinen Geschmack — Süß — aufweisen[1]), der auf Gegenwart des OH-Ions zurückzuführen ist, wie Bestimmungen der Schwellenwerte gelehrt haben. Bei stärkeren Konzentrationen kommt zu dem Süß aber auch ein Bitter, so daß ein Mischgeschmack resultiert. Gleichzeitig macht sich aber schon eine Einwirkung auf die *Tast-* und *Schmerzorgane* bemerkbar, ein leises Stechen und Brennen, zu denen sich auch der metallische „Geruch" hinzugesellt, ein Beweis, daß das oberflächliche Epithel durch die Base bereits angegriffen wurde. Damit ist aber auch der Beweis erbracht, daß im „Alkalischen" eine Anzahl von Komponenten verschiedener Sinne stecken.

---

[1]) Hoeber, R. u. F. Kiesow: Über den Geschmack von Salzen und Laugen. Zeitschr. f. physik. Chem. Bd. 27, S. 601. 1898.

Nicht so leicht ist es dagegen zu erweisen, welches der Geschmack der Schwermetallsalze ist. Es macht sich nämlich die „Adstrinktion" als Begleiterscheinung bemerkbar, meist schon in einer Konzentration, in der die erste Geschmacksempfindung auftritt.

3. Die Erfolge bei Darbietung von Reizen, die nur auf den Geschmackssinn wirken.

Durch Geschmacksreize werden also, wie jetzt auseinandergesetzt wurde, *nicht immer reine Geschmacksempfindungen* ausgelöst. Viele schmeckbare Substanzen wirken auch auf *benachbarte Sinneswerkzeuge* ein. Durch Geschmacksstoffe — die nachweislich nur den Geschmackssinn erregen — können nun wieder verschiedenartige Empfindungen ausgelöst werden:

1. *Einheitliche Empfindungen*, die sich sinnlich in keine weiteren Bestandteile sondern lassen, und beim Verweilen der einwirkenden Lösung auf der Zunge (durch Zumischen von Speichel, vielleicht auch durch andere Prozesse) allmählich an *Intensität* einbüßen. Hierbei kann geschehen, daß die Empfindung entweder sofort in voller Stärke auftritt oder erst nach Ablauf einer gewissen Zeit — 3 bis 4 Sekunden — ihre volle Intensität erreicht. Das Süß des Rohrzuckers tritt sofort in voller Stärke in Erscheinung, während das Süß des $BeSO_4$ oft erst 4 Sekunden nach Einbringen in die Mundhöhle den Höhepunkt erreicht.

2. *Mischgeschmäcke*, die sich nach Erlangung einer gewissen Übung in ihre Bestandteile sondern lassen.

3. *Geschmacksfolgen*, die sich zumeist darin äußern, daß nach längerem Verweilen auf der Zunge ein Geschmack in einen anderen umschlägt, wie z. B. beim Magnesiumsulfat, das manchen Personen *zuerst bitter, dann süß schmeckt.*

A. Die einheitlichen Empfindungen.

Daß es sich im Bitter, Salzig, Sauer und Süß um reine einheitliche Empfindungen handelte, mußte erst durch mühevolle Versuche nachgewiesen werden. Man hatte zu zeigen, daß diese Empfindungen psychisch nicht in einfachere zu zergliedern sind und daß sie auch bei verschiedenen Stoffen durchaus in gleicher Weise wiederkehren, so daß man einer Gruppe von Körpern z. B. den Süßgeschmack zusprechen konnte.

Zur Lösung dieses Problems wurde in der Regel so vorgegangen, daß man prüfte, ob z. B. bitterschmeckende Substanzen mit Hilfe des Geschmacks voneinander unterschieden werden können oder nicht. Die älteren Forscher haben sich hierbei noch ziemlich komplizierter Stoffmischungen, wie Tct. chinae, opii, Gentianae u. dgl. bedient. Wing[1]) hat wohl die ersten Beobachtungen in dieser Richtung angestellt, indem er Vpn. mit zugebundenen Augen und geschlossener Nase verschiedene bittere Substanzen reichte. Es konnte keine Aussage gemacht werden, welches die dargereichten Körper waren. Ebenso bemerkt Guyot[2]), daß das Opium entschieden bitter schmeckt, daß es aber vermittels des Geschmackssinnes nicht von Aloeextrakt, Gentianin und schwefelsaurem Chinin unterschieden werden kann. Auch v. Vintschgau[3]) hat sich überzeugt, daß Chinin, Quassin und Gentianatinktur mit Hilfe des Geschmacks nicht voneinander zu sondern sind. Das gleiche gilt nach den Angaben von Oehrwall[4]) für *Strychnin, Morphin, Chinin* sowie Pikrinsäure. Dieser Forscher

[1]) Wing, B. F.: Fonctions de la membrane pituitaire. Arch. gén. de méd. (2) Bd. 12, S. 92. 1836. Auszug aus The Americ. journ. Nr. 32.

[2]) Guyot, J.: Nouvelles expériences sur le sens du goût chez l'homme suivies d'un examen des travaux principaux publiés récemment sur le même sujet. Arch. gén. de méd. Journ. complem. des scienc. medic. (2) Bd. 12. Paris 1827.

[3]) Vintschgau, M. v.: Beiträge zur Physiologie des Geschmackssinnes. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 20, S. 225. 1879.

[4]) Oehrwall, H.: Untersuchungen über den Geschmackssinn. Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 2, S. 1. 1891.

hat auch den Versuch unternommen, den Geschmack verschiedener Bitterstoffe *quantitativ zu vergleichen*, und findet, daß eine Lösung von Strychnin 1 : 200 000, Chinin 1 : 100 000, Morphin 1 : 3000 und Pikrinsäure 1 : 100 000 für seine 4 Vpn. gleich bitter waren. Eingehendere quantitative Bestimmungen, wie sie für sauer- und süßschmeckende Stoffe in beträchtlichem Umfange durchgeführt wurden, stehen hier noch aus.

Über den *rein salzigen* Geschmack muß noch an anderer Stelle ausführlich gesprochen werden. Die Empfindung des *Sauren* ist wiederholt näher untersucht worden. In einer Arbeit über den Geschmack der Säuren wies Corin[1]) an 12 Vertretern: Salz-, Salpeter-, Schwefel-, phosphoriger, Phosphor-, Ameisen-, Essig-, Oxal-, Weinstein-, Citronen-, Apfel- und Milchsäure nach, daß sie *völlig gleichen Geschmack* haben, wenn sie nur hinlänglich verdünnt sind und bei manchen von ihnen der Geruch ausgeschaltet wird. Oehrwall[2]) stellte Versuche mit Salz-, Salpeter-, Schwefel-, Essig-, Wein- und Oxalsäure an. Er fand, daß eine Verdünnung der Normallösung mit 500 bis 1000 Teilen Wasser für solche Versuche passend ist, wenn 10 ccm bei jedem Experiment in den Mund eingeführt werden. Essigsäure wird am Geruch auch in einer Verdünnung von $^n/_{1000}$ (ungefähr 1 : 20000) erkannt. Bei dieser Säure muß also der Geruch ausgeschaltet werden. Weitere Untersuchungen, vor allem von Richards[3]) und Kahlenberg[4]) haben ergeben, daß man gleich sauer schmeckende Lösungen von verschiedenen Säuren herstellen kann[5]).

Paul[6]) [7]) hat nach der psychophysischen Konstanzmethode an 20—30 Versuchspersonen eine Anzahl *sauer*schmeckender Körper in verschiedenen Konzentrationen mit Salzsäure verglichen, und die gleichsauerschmeckenden zusammengestellt.

Aus diesen Untersuchungsreihen geht mit aller Sicherheit hervor, daß es *verschiedene Arten* des *rein sauren Geschmacks nicht gibt*. Das Sauer, das durch Salzsäure erzeugt wird, ist geschmacklich *völlig gleich* demjenigen, das bei Einwirkung von Salpeter-, oder Schwefel-, oder Phosphor-, oder Essigsäure usf. entsteht, vorausgesetzt, daß man die Konzentrationen der Lösungen entsprechend wählt. Wir sind also mit Hilfe des Geschmacks *nicht imstande*, die genannten Säuren auseinanderzuhalten. Interessant ist, daß die Konzentrationen der Säuren, die mit einer Salzsäurelösung bestimmter Konzentration gleichgemacht werden, individuell nicht *gleich*, sondern *merklich verschieden* sind. Daraus kann man wieder herleiten, daß der Geschmackssinn *individuell ungleich arbeitet*.

Für die süßen Stoffe bestehen folgende Angaben: v. Vintschgau[8]) fand, „daß das Süße des Zuckers und Glycerins nicht so verschieden voneinander sind, daß diese Substanzen, sobald sie auf eine begrenzte Zungenstelle appliziert werden, mit Sicherheit zu erkennen sind". Oehrwall[9]) stellte die Versuche zur Entscheidung der Frage, ob es verschiedene Arten von Süß gibt, auf eine etwas

[1]) Corin, J.: Action des acides sur le goût. Bull. de l'acad. des sciences roy. de Bruxelles 1887, Nr. 19, S. 617; Arch. de biol. Bd. 8, S. 121. Gand. 1888.

[2]) Oehrwall: Zitiert auf S. 352.

[3]) Richards, F. W.: The relation of the taste of acids to their degree of dissociation. II. Journ. of physic. chem. Bd. 4, 3, S. 257. 1900.

[4]) Kahlenberg, L.: The relation of the taste of acid salts to their degree of dissociation. Journ. of physic. chem. Bd. 4, S. 33 u. 533. 1900.

[5]) Becker, C. Th. u. R. O. Herzog: Zur Kenntnis des Geschmacks. Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. Bd. 52. S. 496. 1907.

[6]) Paul, Th.: Beziehungen zwischen saurem Geschmack und Wasserstoffionenkonzentration. Ber. d. dtsch. chem. Ges. Bd. 49, S. 2124. 1916.

[7]) Paul, Th.: Physikal. Chemie der Lebensmittel. VI. Physikal.-chem. Untersuchungen über die saure Geschmacksempfindung. Zeitschr. f. Elektrochem. u. angew. physikal. Chem. Bd. 28, S. 435. 1922.

[8]) Vintschgau, M. v.: Zitiert auf S. 352.

[9]) Oehrwall, H.: Zitiert auf S. 352.

breitere Basis. Er prüft die verschiedenen Zuckerarten: „Rohrzucker, Traubenzucker, Milchzucker usw. haben ganz denselben süßen Geschmack, obgleich von ungleicher Intensität (Milchzucker ist bekanntlich weniger süß als Trauben- und Rohrzucker)." *Glycerin* erzeugte nach seinen Erfahrungen in hoher Konzentration außer einer süßen auch eine schwach brennende Empfindung. Selbst in verdünnter Lösung hat es im Gegensatz zu den Zuckerarten etwas schwach brennendes und herbes an sich. Sein Süßgeschmack ist aber derselbe wie derjenige der Zuckerarten[1]). Eine konzentrierte Lösung von Saccharin (1 : 230) schmeckt nach seinen Angaben intensiv süß, aber zugleich auch sauer und bitter und kann selbst in verdünnten Lösungen durch diese Begleitempfindungen von Zucker unterschieden werden. Die Untersuchungen von *Lemberger*[2]) haben gezeigt, daß Krystallose, das Natriumsalz des Saccharins und Saccharoselösungen desselben Süßigkeitsgrades in bezug auf die Geschmacksempfindung in keiner Weise differieren (s. Tabelle 12).

Tabelle 12. Gleich süßschmeckende Lösungen. Nach Lemberger.

Saccharose	Krystallose	Süßkraft	Saccharose	Krystallose	Süßkraft
0,041 m	0,000085 m	1 : 484	0,140 m	0,00045 m	1 : 312
0,053 m	0,000161 m	1 : 320	0,164 m	0,00062 m	1 : 265
0,102 m	0,000273 m	1 : 384			

Paul[3]) [4]) hat auch süßschmeckende Körper untereinander verglichen und gelangte bei Benutzung des Rohrzuckers als Vergleichsobjekt zu der folgenden Aufstellung (s. Tabelle 13).

Tabelle 13. Der Süßungsgrad verschiedener Körper. Nach Th. Paul[5]).

Körper	Formel	S.-G.	Körper	Formel	S.-G.
Glucose . .	$C_6H_{12}O_6$	0,53	Glycerin . .	$C_3H_8O_3$	0,48
Fructose . .	„	1,05	Dulcit . . .	$C_6H_{14}O_6$	0,41
Lactose . .	$C_{12}H_{22}O_{11}$	0,27	Mannit . .	„	0,45
Saccharose .	„	1,00	Sorbit . . .	„	0,48
Glykol . .	C_2H_6	0,49			

Darin bedeutet S.-G. den Süßungsgrad, das ist diejenige Gewichtsmenge von Rohrzucker, die in einem bestimmten Volumen Wasser gelöst werden muß, damit die Lösung gerade so süß schmeckt, wie die Lösung von 1 g des untersuchten Stoffes in dem gleichen Volumen Wasser. Aus der Tabelle geht hervor, daß Fructose noch etwas süßer ist als Saccharose.

Es stellte sich aber auch hierbei heraus, daß der Süßgeschmack, der durch verschiedene Körper erzeugt wird, vollkommen gleich ist.

Aus den niedergelegten Befunden kann man den Schluß ziehen, daß es *nicht* gelungen ist, *verschiedene Arten* von *Bitter*, *Süß* und *Sauer* zu finden. Diejenigen Körper, welche eine von diesen Geschmacksqualitäten erzeugen, lassen

[1]) Vgl. auch Müssle: Vergleichende Geschmacksprüfungen zwischen Alkoholen, Glykosen und Saccharosen. Inaug.-Dissert. Würzburg 1891.

[2]) Lemberger, F.: Psychophysische Untersuchungen über den Geschmack usw. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 123, S. 293. 1908.

[3]) Paul, Th.: Physikal. Chemie der Lebensmittel. V. Der Süßungsgrad der Süßstoffe. Zeitschr. f. Elektrochem. Bd. 27, S. 539. 1921.

[4]) Paul, Th.: Der Süßungsgrad der Süßstoffe. Zeitschr. f. Untersuch. d. Nahrungs- u. Genußmittel Bd. 43, S. 137. 1922, sowie F. Auerbach: Die Süßkraft der künstlichen Süßstoffe. Naturwissenschaften Jg. 10, S. 710. 1921.

[5]) Paul, Th.: Der Süßungsgrad von Dulcin und Saccharin. Chem.-Zeitung 1921, Nr. 4, S. 38.

sich unter der Voraussetzung, daß man entsprechend konzentrierte Lösungen herstellt, mit Hilfe des *Geschmacks* voneinander *nicht unterscheiden*. Besonders bemerkenswert ist nun, daß die gleichsauer- und gleichsüßschmeckenden Lösungen in der Konzentration für verschiedene Vpn. voneinander abweichen. Läßt man also durch eine Anzahl von Individuen zu einer Standardlösung von bestimmter Konzentration und bestimmtem Geschmack Lösungen anderer Körper herstellen, die sich geschmacklich von ihr nicht unterscheiden, so ergibt sich, daß die Konzentrationen dieser Lösungen individuell sehr stark schwanken. Diese Schwankungen sind nun nicht etwa darauf zurückzuführen, daß der eine ein geübterer Beobachter ist als der andere und infolgedessen sicherer einstellt, sondern sie beruhen offenbar darauf, daß der *Geschmackssinn individuell verschieden arbeitet*. Diese Feststellung wird noch durch die weiteren Erfahrungen über den Geschmack von Salzen und die Mischgeschmäcke gestützt.

B. Die Mischgeschmäcke.

Bisher war nur von Körpern mit einem reinen einheitlichen Geschmack die Rede, und da fragt es sich, zu welchem sinnlichen Erfolg Körper Anlaß geben, deren Geschmack als kein *einheitlicher* bezeichnet werden kann.

Am interessantesten sind die Erfahrungen über den Geschmack von *Salzen*.

Beobachtungen darüber hat wohl als erster v. Vintschgau[1]) niedergelegt. Die Zahl der von ihm geprüften Salze ist zwar gering — es handelte sich um die Chloride des Na, K und Ammoniums, um Kaliumjodid, Natrium- und Magnesiumsulfat, sowie sekundäres Natriumphosphat. Sie wäre aber an sich ausreichend gewesen, um zu sicheren und greifbaren Ergebnissen zu gelangen. Daß er nicht weiter gekommen ist als bis zur Ermittlung, „daß unter den salzig schmeckenden Substanzen möglicherweise kleine Unterschiede vorkommen können, die ein Aufstellen von Gruppen gestatten werden", liegt vornehmlich an der gewählten Form der Applikation. Zur Prüfung der Salze ließ er nur die Zungenspitze benutzen, also ein eng begrenztes Gebiet, auf dem das Unterscheidungsvermögen nach den späteren Untersuchungen von Kiesow[2]) und Haenig[3]) vorwiegend für *süß* entwickelt ist. Richtig gewählt war jedoch die Methode, an den Vpn. erst dann unwissentliche Versuche vorzunehmen, wenn sie den Geschmack der Salze durch längere Übung sicher zu erfassen gelernt haben.

Wir verdanken so v. Vintschgau vor allem die Feststellung, daß die vorhin genannten *Salze* in *verschiedenem Grade salzig schmecken* und daß sich ihr *Geschmack* sehr häufig von dem *salzigen völlig entfernt*. Außerdem hat er ermittelt, daß diese Verbindungen alle in höheren Konzentrationen auf die Tastnerven der Zunge einwirken. Im übrigen war er sich wohl bewußt, daß seine Versuche zu einer erschöpfenden Darlegung der verwickelten Verhältnisse nicht ausreichten. Das geht aus seinen eigenen Worten hervor: „Ich glaube, es wird in umsichtigen und viel Geduld in Anspruch nehmenden Versuchen gelingen, für die salzig schmeckenden Körper Gruppen aufzustellen. Selbstverständlich müßte man bedacht sein, auch auf die Konzentration Rücksicht zu nehmen, besonders bei jenen Salzen, welche auch in mäßiger Konzentration auf die Gefühlsnerven wirken." Diesen Worten v. Vintschgaus könnte wohl entnommen werden, daß er aus seinen Versuchen doch auf die Existenz *verschiedener Arten des Salzgeschmacks geschlossen hat*. Er widerlegt diesen Gedanken jedoch an anderer Stelle: „Aus den vorstehenden Beobachtungen geht ganz gewiß hervor, daß wir vorderhand nicht berechtigt sind, zu behaupten, es könne eine weitere Einteilung der bitteren, des süßen und des salzigen Geschmacks unternommen werden; denn wenn schon oben die Möglichkeit einer Gruppierung salzig schmeckender Substanzen gegeben wurde, so erfloß dieselbe eben nicht aus dem Geschmack als solchen, sondern aus einer Reihe begleitender Nebenumstände."

Weitere Erfahrungen über den Geschmack von Salzen stammen von Oehrwall[4]). Er bemerkt von ihnen: „Beinahe die meisten salzigen Substanzen haben einen mehr oder

[1]) v. Vintschgau: Zitiert auf S. 352.

[2]) Kiesow, F.: Beiträge zur physiol. Psychologie des Geschmackssinns. Wundts philos. Studien Bd. 10, S. 329. 1894.

[3]) Haenig, D. P.: Beiträge zur Psychophysik des Geschmackssinns. Wundts philos. Studien Bd. 17, S. 576. 1902.

[4]) Oehrwall, H.: Zitiert auf S. 352.

minder komplizierten Geschmack, der zuweilen recht schwer zu analysieren ist. Auch bei Versuchen mit salzigen Substanzen ist es wichtig, daß hinlänglich verdünnte Lösungen angewandt werden. Denn konzentrierte können auch auf die Gefühlsnerven einwirken, wodurch verschiedene Salze möglicherweise unterschieden werden können, ohne einen verschiedenen Geschmack zu besitzen. Zu bestimmen, ob es verschiedene Gattungen des Salzgeschmackes gibt, ist mißlich genug, denn es ist schwer, Salze zu finden, die nur salzig (nicht gleichzeitig auch sauer, bitter usw.) schmecken. ClK 1proz. schmeckte ungefähr ebenso stark wie ClNaO 5proz., unterschied sich aber von diesem Salz durch einen schwach bitteren Beigeschmack. Chlorammonium 0,5proz. schmeckte außer salzig auch sauer, und möglicherweise auch bitter. Cl_2Mg schmeckt bitter neben salzig usw. Trotz vielen Suchens habe ich keine verschiedenen Arten von Salzgeschmack beobachten können."

Wichtige Untersuchungen über den Geschmack von Salzen rühren von Hoeber und Kiesow[1]) her. Sie fanden, daß der Salzgeschmack von KCl, NaCl, $MgCl_2$, Methylammonium- und Äthylammoniumchlorid, Natriumbromid und -jodid, Kalium- sowie Natriumsulfat durch die *Anionen* verursacht wird. Die Salzschwelle liegt bei einer Konzentration von ungefähr 0,02—0,025 Grammionen auf den Liter. Auch der Salzgeschmack von Ammoniumchlorid, -bromid, -sulfat steht in bestimmtem Verhältnis zur Konzentration der Anionen, nur liegt die Schwelle bei den Ammoniumsalzen viel tiefer, bei ungefähr 0,009 Grammionen auf den Liter. *Sternberg*[2]) hat recht umfassend eine große Anzahl von Salzen aller Metallgruppen auf ihr geschmackliches Verhalten hin geprüft. Er bespricht kurz die von ihnen ausgelösten Empfindungen, wobei nur auf die Geschmacksqualität geachtet wurde, insbesondere, ob die fragliche Substanz neben salzig auch noch bitter, sauer oder süß schmeckte. Zur Prüfung wurden sehr viele Versuchspersonen herangezogen; leider fehlen aber alle Angaben über die gewählten Salzkonzentrationen. Und wenn man z. B. vom Rubidiumsulfat liest, daß sein Geschmack „salzig und bitter" ist, so kann man sich noch kein Bild davon machen, wie sich dieses von Ammoniumnitrit unterscheidet, dessen Geschmack ebenso bezeichnet wird. Nur nebenbei sei bemerkt, daß die Angaben über die ausgelösten Empfindungen nicht immer dem Geschmack allein zukommen, sondern vielfach dem Getast („herber, zusammenziehender Geschmack").

Wirkliche Vergleichswerte lassen sich eben nur in Form von Geschmacksgleichungen gewinnen, aus denen man dann auch über den Grad des salzigen Charakters eines anorganischen Salzes Aufschluß gewinnen kann. Weitere Erfahrungen über den Geschmack von Salzen hat in jüngster Zeit Henning[3]) beigebracht. Er spricht von einer eigenen Qualitätenreihe innerhalb der Salzigen und entwickelt für seine Vertreter die verschiedenen Kombinationen von Ähnlichkeiten zwischen einfachen Qualitäten. Nach Henning sind die Salzgeschmäcke wohl einfache Erlebnisse, die aber bei weiterer Prüfung zwei oder mehr Ähnlichkeiten mit anderen Qualitäten zeigen können. Geschmäcke mit zwei Empfindungsseiten sind nach ihm zwischen salzig und sauer bei Natriumcarbonat und -bicarbonat, Ammoniumchlorid, Kaliumaluminiumsulfat, salzig und bitter bei Kaliumbromid und -jodid, salzig und süß bei den Laugen, süß und bitter bei Aceton, süß und sauer bei Bleiacetat, sauer und bitter bei Kaliumsulfat zu finden.

Bevor wir uns diesen zum Teil sehr komplizierten Verhältnissen zuwenden, ist eine Besprechung derjenigen Empfindungen erforderlich, die auftreten, wenn

[1]) Hoeber, R. u. F. Kiesow: Zitiert auf S. 351.

[2]) Sternberg, W.: Der salzige Geschmack und der Geschmack der Salze. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1904, S. 485.

[3]) Henning, H.: Psychol. Studien am Geschmackssinn. In E. Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmethoden Abt. VI, A.

man gleichzeitig zwei und mehr Vertreter der reinen Qualitäten auf das Geschmacksorgan einwirken läßt.

a) Die Gesetze der Mischung beliebiger Qualitäten.

In Analogie mit dem bei der Mischung reiner Lichter gebräuchlichen Verfahren kann man auch beim Geschmack zwei verschiedene Qualitäten in verschiedenem Mengenverhältnis einwirken lassen und den Erfolg beobachten. Bei Versuchen solcher Art hat sich herausgestellt, daß bei Zufügung einer kleinen Menge der einen Qualität, z. B. von salzig, zu der anderen objektiv überwiegenden, z. B. bitter, das Salzig selbst dann gar nicht oder nur mit besonderen Schwierigkeiten erkannt wird, wenn es für sich genommen bereits über der Schwelle liegt. Diese Erscheinung ist als psychische Hemmung beschrieben worden[1]). Es ist aber dabei nicht festgestellt worden, ob das Salzig tatsächlich überhaupt nicht zur Wahrnehmung gelangt, daß also eine solche Mischung bitter-salzig von der reinen Bitterlösung nicht unterschieden werden kann, oder ob es doch bereits zu einer sinnlichen Veränderung der Mischung Anlaß gibt. In Analogie mit den Erfahrungen bei anderen Mischungen hat die letztere Annahme mehr Wahrscheinlichkeit für sich, jedenfalls aber ist dieser Punkt bei der Prüfung von Mischungen noch nicht genügend untersucht worden. Wohl aber steht fest, daß bei Zufügung von immer mehr NaCl zur Chininlösung sehr bald eine Stufe erreicht wird, von der ab jede Mischung bitter und salzig schmeckt, die beiden Bestandteile also sinnlich nebeneinander bestehen und willkürlich mit der Aufmerksamkeit festgehalten werden können. Wir begegnen hier durchaus gleichartigen Verhältnissen wie beim Gehör, wo ja auch die ursprünglich einheitlich erscheinende Empfindung beim *gleichzeitigen Erklingenlassen zweier Töne* nach Erlangung einer entsprechenden *Übung* in ihre *Bestandteile aufgelöst* werden kann. Wir vermögen also mit Hilfe des Geschmackssinns zu *analysieren*, nur muß die Befähigung zur Analyse, wie beim Ohr, erst *durch Übung erworben* werden.

Bei der näheren Untersuchung des sinnlichen Erfolges bei Einwirkung von Mischungen ergibt sich eine weitere Analogie mit dem Gehör, die als *Verschmelzung* bezeichnet wurde. Es ist bekannt, daß z. B. Oktaven oder Sexten sinnlich viel schwerer in ihre Bestandteile zu sondern sind als z. B. Terzen oder gar Septimen und Sekunden. Auch beim *Geschmack* begegnen wir ähnlichen Erscheinungen, deren Auftreten aber im Gegensatz zum Gehör nicht nur an die beiden Qualitäten, sondern auch an gewisse objektive Mischungsverhältnisse gebunden ist. Während es beim Ohr für die Verschmelzung ganz gleichgültig ist, ob die beiden Töne einer Oktave gleich oder verschieden stark erklingen, ist beim Geschmack die *Intensität* der Bestandteile für den Verschmelzungserfolg ausschlaggebend.

Es verschmelzen, wie einfache Erfahrungen aus dem Haushalt ergeben, *leicht* miteinander *salzig-sauer*, *salzig-süß*, und *sauer* und *süß*, *weniger leicht bitter-süß*, noch *schwerer* oder überhaupt nicht *bitter-salzig* und *bitter-sauer*. Beispiele bekannter Art bieten die Salate, z. B. Gurkensalat; ferner die Mehlspeisen, bei deren Geschmack wohl süß vorherrschen soll, in denen aber salzig nicht fehlen darf, ohne daß die Speise gleich sehr langweilig schmeckt. Dabei handelt es sich um Zugaben von Salzmengen, die für sich genommen sehr wohl merklich sind, in dem Komplex mit süß aber verschmelzen, d. h. schwieriger sinnlich zu erfassen sind. Als ein Beispiel für die Verschmelzung von sauer und süß sind die Limonaden anzuführen, bei denen allerdings auch das Süß objektiv

[1]) Heymans, G.: Unters. ü. psych. Hemmung. Zeitschr f. Psychol. Bd. 21, S. 321. 1893.

überwiegen muß, und das Sauer keine zu hohen Werte erreichen darf. Ändert man die quantitativen Verhältnisse der beiden Anteile, so kann von einer Verschmelzung keine Rede mehr sein. Man ist z. B. *nicht imstande*, einen sauren Most durch Zugabe von großen Zuckermengen etwa weniger sauer zu machen oder, wie es im Volksmund heißt, abzustumpfen. Einen Beweis dafür, daß auch bitter und süß verschmelzen können, bietet die *Schokolade*, die einen angenehmen und sinnlich einheitlichen Empfindungskomplex erzeugt, obzwar sie sich aus süßem Zucker und bitterem Kakao zusammensetzt.

Verschmelzung bei bitter und salzig, sowie bitter und sauer ist nicht zu verzeichnen. Diesen Kombinationen begegnet man in der Küche gar nicht; beide schmecken in hohem Grade unangenehm, besonders aber die Kombination bitter und sauer, die, auf den Zungengrund gebracht, direkt *Ekel* erzeugt. Von ihrer Widerlichkeit kann man sich überzeugen, wenn man z. B. zu Chinin Weinsteinsäure in einem Mengenverhältnis hinzufügt, daß die beiden sinnlich wohl festzustellen sind, und die Mischung auf die Zunge bringt. Es stellt sich sofort Brechreiz ein, wenn man die Lösung nach mehrmaligem Hin- und Herbewegen in der Mundhöhle plötzlich auf den Zungengrund gleiten läßt.

Beim Zusammenbringen zweier Qualitäten in verschiedenem Mischungsverhältnis begegnet man also an einer bestimmten Stelle den Erscheinungen der *Verschmelzung*. Mit dieser verwandt, aber durchaus nicht zu identifizieren ist die der *Kompensation*. Man versteht darunter das Phänomen, daß zwei Substanzen, deren jede ihre eigene Geschmacksqualität besitzt, bei gleichzeitiger Einführung in die Mundhöhle ihre Qualität verlieren, so daß sich *Geschmacklosigkeit* oder ein schwacher, fader Geschmack ergibt. Die Kompensation soll ein Analogon darstellen zu der *Farblosigkeit* bestimmter Lichtgemische. Sie ist außerordentlich umstritten. Als ein sicheres Ergebnis soll hingestellt sein, daß bitter überhaupt nicht kompensiert werden kann, ferner, daß eine richtige *Geschmacklosigkeit niemals* resultiert, wohl aber ein schwer zu definierender Geschmack hervorgeht, der am besten als *fade* bezeichnet wird. Außerdem unterscheidet sich die Erscheinung von der der Farblosigkeit dadurch, daß es sich bei ihr mit einem hohen Grad von Wahrscheinlichkeit um Vorgänge peripherer Natur handelt, während die letztere durch zentrale Prozesse bedingt ist[1]) [2]).

In neuerer Zeit wurde die Kompensation durch Renqvist[3]) des genaueren verfolgt und dabei festgestellt, daß sie zwischen salzig und sauer, z. B. bei Zusammenbringen einer 0,0375 n NaCl und 0,03 n K-Acetat, sowie 0,02 n NaCl und 0,00015 n HCl eintritt und sich in einem faden Geschmack äußert. Renqvist bringt die Erscheinung mit seinen theoretischen Auseinandersetzungen in Einklang.

Die Geschmacksqualitäten salzig, sauer und süß (wenigstens das Süß der Elektrolyte) entstehen nach seinen Angaben, wenn die zu schmeckende Substanz im Geschmackssystem *elektrische Potentiale* bildet. Ein bitterer oder fader Geschmack resultiert dagegen, wenn dies nicht der Fall ist, sondern nur Adsorption erfolgt. Es ist also anzunehmen, daß der Geschmack einer Mischung fade wird oder verschwindet, sobald sich die Potentiale, die von den einzelnen Stoffen gebildet werden, gegenseitig aufheben. Die Theorie erklärt ohne weiteres, daß ein bitterer Geschmack nicht kompensiert werden kann, da er mit Adsorptionsprozessen verbunden ist; sie macht aber auch verständlich, daß ein Verschwinden des Geschmacks nur bei einer geringen Konzentration der Elektrolyten zu verzeichnen ist, denn hier sind die Vorgänge der Adsorption noch zu gering, um störend einzugreifen. Da der Ausgleich der Elektrizitätsmengen, die mit den Elektrolyten verschoben werden, von den

[1]) Vgl. H. Kronecker: Kompensation der Geschmacksempfindungen. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. 18, S. 351. 1914.

[2]) Kiesow, F.: Beiträge zur physiol. Psychologie des Geschmackssinnes. Wundts philos. Studien Bd. 12, S. 464. 1896.

[3]) Renqvist, J.: Über den Geschmack. Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 38, S. 97. 1910.

Wanderungsgeschwindigkeiten abhängt, so ist eine *Geschmacksaufhebung* am ehesten zu erwarten, wenn bei dem einen Stoff das *Kation*, bei dem anderen das *Anion* schneller wandert, die voranbewegten bzw. zurückbleibenden Ladungen sich also gegenseitig aufheben.

Nehmen wir den Fall von K-Acetat und NaCl. Die relative Wanderungsgeschwindigkeit bei 18° beträgt für K 64,6, für Cl 65,5, für Acetat ($C_2H_3O_2$) 35, für Na 43,5. Die gemischte Lösung, in der die Konzentration des K-Acetats 0,030 n, die des NaCl 0,0375 n ist, besitzt *faden* Geschmack, nicht den säuerlich-salzigen von Kaliumacetat und auch nicht den salzigen von NaCl. Es hat folglich eine Kompensation zwischen den spezifischen Geschmacksqualitäten dieser Salze stattgefunden, denn die angewandten Konzentrationen sind ja mittlere. Der gleiche Fall ist gegeben zwischen NaCl und HCl (die relative Wanderungsgeschwindigkeit für H beträgt bei 18° 315). Bei KCl und HCl liegen die Dinge dagegen ganz anders. Bei HCl wandert das Kation viel schneller als das Anion, bei KCl wandern beide Ionen gleich schnell. Erwartungsgemäß findet bei diesen beiden Stoffen *keine Kompensation* statt; der Geschmack des Gemisches wird tatsächlich sofort sauer, sowie die Schwellenkonzentration für HCl überschritten wird.

Die Resultate der Theorie stehen in Übereinstimmung mit der Tatsache, daß zwischen salzig, sauer und süß eine *Kompensation möglich* ist. Sie erklären weiter, weshalb der bittere Geschmack nicht zu kompensieren ist, und weisen darauf hin, daß die Kompensation beim Geschmack wohl peripheren Ursprungs ist.

Durch Kompensation ergeben sich sehr oft Geschmäcke, die als *fade bezeichnet wurden*. Da das „fade" auch im Sprachgebrauch des täglichen Lebens vorkommt, so soll hier mit einigen Worten darauf eingegangen werden. Henle[1]) bezeichnet unter fade den Eindruck, den die Lösungen bewirken, die ärmer an Kochsalz sind als Speichel. Oehrwall[2]) meinte, daß dieser Geschmackseindruck sich überall dort ergibt, wo man Geschmack erwartet und sich keiner einstellt. So schmecke destilliertes Wasser fade wegen des Mangels an CO_2. Als das Bemerkenswerteste an diesem Eindruck ist hervorzuheben, daß er sich überhaupt bemerkbar macht; denn wir haben diese *Empfindung durchaus nicht*, wenn sich der *Geschmackssinn völlig in Ruhe befindet*. Auf der anderen Seite sprechen wir von fade auch bei ausgeprägten Geschmackseindrücken, z. B. bei dem einer Limonade, die längere Zeit stehengeblieben ist, und aus der nun die duftenden Teilchen entwichen sind. Es unterliegt also keinem Zweifel, daß der fade Geschmack durch eine Erwartungsvorstellung begünstigt wird.

b) Mischungsgleichungen[3]).

Die *Zahl derjenigen Körper*, deren *Geschmack kein einheitlicher* ist, ist *natürlich weitaus größer* als die der *Stoffe* mit *einheitlichem Geschmack*. Die Sichtung der ersteren nach streng wissenschaftlichen Gesichtspunkten wird noch viel Arbeit erfordern; eine gewisse Basis hat hier allerdings schon Cohn mit seinem Werke „Die organischen Geschmacksstoffe" geschaffen.

Den Körpern mit Mischgeschmäcken ist besonders in letzter Zeit das Augenmerk zugewendet worden, sowie man nämlich erkannte, daß bei der Durchforschung dieses Gebietes Ergebnisse von weittragender Bedeutung fallen mußten.

Es ist für diese Körper die Ansicht entwickelt worden, „daß sie sinnlich einfache und einheitliche Geschmacksqualitäten erzeugen, die ebenso wie Farben, Töne und Gerüche eine psychophysische Qualitätenreihe bilden, also ein Kontinuum einfacher Geschmäcke, bei welchen benachbarte Glieder sich eben merklich voneinander unterscheiden, bei dem nahe Nachbarn sich ähnlicher sind als entferntere und bei dessen Durchlaufen die Ähnlichkeit zum Anfangsglied ständig abnimmt, während die Ähnlichkeit zum Endergebnis entsprechend wächst." Das Bestehen solcher Qualitätenreihen wurde für die verschiedensten

[1]) Henle, J.: Anthropol. Vorträge Bd. 2, S. 18. 1880.
[2]) Oehrwall: Zitiert auf S. 352.
[3]) Skramlik, E. v.: Mischungsgleichungen im Gebiete des Geschmackssinnes. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 53, S. 36 u. 219. 1921.

binären Kombinationen der vier Hauptqualitäten bitter, salzig, sauer und süß behauptet[1]) „Beispiele für Geschmäcke mit mehr als einer Ähnlichkeit sind für salzig-bitter KBr, $MgCl_2$, Natriumformiat, Kaliumtartrat, Natriumacetat, Iridiumcyankalium, Furfurinperchlorat, Diphenylsulfiddimethylsulfat, Dibenzylarsinsäure, Trijodtrimethylentriamin. Vom reinen Salzgeschmack kann man durch einfache und einheitliche salzig-bittere Geschmäcke (BrNa, BrK, $MgCl_2$ usw.) hindurch kontinuierlich zum reinen Bittergeschmack übergehen, und analog bei den drei übrigen ausgezeichneten Punkten des Kontinuums. Diese zwischen den ausgezeichneten Punkten (welche nur eine ‚Seite' oder ‚Ähnlichkeit' haben) liegenden Übergangsgeschmäcke (welche zwei oder mehr ‚Seiten' oder ‚Ähnlichkeiten' besitzen) sind dem Empfindungserlebnisse nach etwas anderes wie entsprechend dosierte Mischungen aus reinem Salz und reinem Bitter."

Wäre die letztere Behauptung tatsächlich richtig, so hätten wir in jedem einzelnen dieser Geschmacksreize eine Komponente zu erblicken, wie dies auch beim Gehör der Fall ist, wo ja jeder Ton eine Qualität besonderer Art darstellt, die nur in einer Weise erzeugt und erlebt werden kann. Dann aber ist der Vergleich, den Henning verwendet, gänzlich unangebracht: „Setzt man das Chlornatrium in Analogie zum Urrot, so vertritt Bromkalium das etwas gelbliche Rot, Chlormagnesium das Orange, Chinin das Gelb." Denn bekanntlich kann man ein *Orange* aus *Rot* und *Gelb zusammenmischen*, ohne daß das Auge entscheiden kann, ob ihm die Wellenlänge von 608 $\mu\mu$ dargeboten wurde oder ein Rot von 671 $\mu\mu$ und ein Gelb von 589 $\mu\mu$ in entsprechender Mischung. Hält man an diesem Vergleiche fest, so müßte die Empfindung, die Bromkalium hervorruft, durch Zusammenfügen von Chlornatrium und Chinin in entsprechendem Mengenverhältnis zu erzielen sein, was aber von Henning geleugnet wird.

Eine Entscheidung über den Charakter von Mischgeschmäcken kann also nur fallen, wenn man es erneut unternimmt zu untersuchen, ob der Geschmack eines einheitlichen Körpers mit einer Mischung aus Vertretern der vier reinen Qualitäten gleichgemacht werden kann.

Zu den Stoffen mit keinem einheitlichen Geschmack (bei denen also neben einem Grundgeschmack noch Beigeschmäcke sich bemerkbar machen) gehören vor allem die *anorganischen Salze*, und zwar nicht nur diejenigen, die durch den chemischen Sprachgebrauch als saure gekennzeichnet sind (z. B. das $NaHSO_4$), sondern auch die vielen neutralen Kombinationen von Anionen und Kationen, die den salzigen Geschmack entweder nur in sehr geringem Maße aufweisen oder ganz vermissen lassen. Es sei hier an das Magnesiumchlorid erinnert, das vorwiegend bitter schmeckt, sowie an die Salze des Berylliums, deren Süßigkeit bekannt ist.

Über die Art der Vergleichung von Salzlösung und Mischung sei besonders hervorgehoben:

1. Man arbeitet am besten mit einem wohlausgeruhten Organ; zwischen der letzten Mahlzeit und dem Beginn der Geschmacksproben soll ein Zeitraum von 2 Stunden liegen. Es braucht nicht erst betont zu werden, daß auch der Gesamtorganismus frisch sein muß; das ist ja für alle sinnesphysiologischen Untersuchungen unbedingtes Erfordernis.

2. Es ist zweckmäßig, mit einer Flüssigkeitsmenge von 10 ccm zu arbeiten, die für Salz und Mischung gleich ist, damit die Zunge überall bespült wird und durch den Zufluß von Speichel keine zu große Verdünnung eintritt. Das Unterscheidungsvermögen für die einzelnen Geschmacksarten ist auf der Zunge bekanntlich örtlich ungleich verteilt. Will man daher einen brauchbaren Gesamteindruck erzielen, d. h. die verschiedenen Geschmacksqualitäten eines Salzes sicher kennenlernen, dann ist es geboten, die Flüssigkeit auf die ganze Zunge zu bringen.

3. Es ist erforderlich, sich mit seinen Vpn. in entsprechender Weise zu verständigen. Das stößt im allgemeinen auf keine besonderen Schwierigkeiten, doch gibt es Fälle schwankender Angaben, welche die Erziehung einer Mischungsgleichung sehr behindern. „Das Salz

[1]) Henning, H.: Psychologische Studien am Geschmackssinn. Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmethoden Abt. VI, A, Heft 4, S. 627, sowie Physiologie und Psychologie des Geschmacks. Ergebn. d. Physiol. Bd. 19, S. 1. 1921.

schmeckt würziger", heißt es sehr oft und bedeutet so viel, daß man in der Mischung im Gehalt der Hauptkomponente hinaufgehen muß. Ich bezeichne als Hauptkomponente die vorherrschende Geschmacksart; bei jedem Salz kann man neben einem Haupt- auch einen Nebengeschmack oder Beigeschmäcke wahrnehmen. Die letzteren können aber oft so schwach sein, daß sie in dem gesamten Empfindungskomplex nicht festzustellen sind. Bei Aufstellung einer Mischungsgleichung werden aber auch unter der Wahrnehmungsschwelle gelegene Komponenten ermittelt. Deshalb ist die bloße *qualitative Beschreibung* eines *Geschmacks* im *hohen Grade unvollkommen.*

4. Die Salze müssen in einer solchen Konzentration verwendet werden, daß keine unangenehmen Tast-, vor allem keine Schmerzempfindungen entstehen, sie müssen völlig geruchsfrei sein und auch nicht durch Zersetzung der Eiweißkörper der Zungenepithelien zum Auftreten eines Geruchs Anlaß geben.

5. Die *Aufstellung einer Mischungsgleichung* wird *unmöglich,* wenn das betreffende Salz auf der Zunge einen charakteristischen Nachgeschmack hinterläßt. Dieser wird an anderer Stelle eigens abgehandelt.

6. Voraussetzung für die Ermittlung von Gleichungen ist, daß die Vp. im *Analysieren geübt,* also imstande ist, den ursprünglich einheitlich erscheinenden Geschmack einer Lösung in seine Bestandteile zu sondern.

Die Gleichungen lauten in ihrer allgemeinsten Form:

$$N = x\,A + y\,B + z\,C + v\,D,$$

und sie besagen, daß die Empfindung N, die durch den Geschmack des einheitlichen Körpers ausgelöst wird, gleich ist einer Empfindung, die aus dem Zusammenwirken der vier Komponenten A, B, C und D (bitter, salzig, sauer und süß) hervorgeht. x, y, z und v sind Faktoren der Konzentration, die einem beliebig gewählten Maßsystem entstammen können. Sie zeigen die Mengen an, in denen die Komponenten auftreten und variieren zwischen 0 und einer positiven endlichen Zahl. Als Maßsystem werden am besten *molare Lösungen* benutzt.

Die *Geschmacksgleichungen* sind ebenso gebaut wie die *physiologisch-optischen* nur treten an die Stelle der *drei* Komponenten bei den Gesichtsempfindungen deren vier beim Geschmack. Als Hauptunterschied zwischen den beiden soll gleich an dieser Stelle hervorgehoben sein, daß die *Geschmacksgleichungen individuell verschieden* sind, während bekanntlich die optischen für normale Trichromaten annähernd gleich sind. Doch stellen die Geschmacksgleichungen für jedes Individuum eine Konstante dar. Da sie für jeden einzelnen *konstant, individuell aber verschieden sind,* bedeuten sie ein *persönliches Merkmal* (s. Tabelle 14).

Tabelle 14. Geschmacksgleichungen. 0,374 m NH_4Cl gg.

Vp.	NaCl	Ch.	T.	W.
1	[1,71 m	—	—	0,000595 m]
2	[0,61 „	0,000032 m	—	0,00595 „]
3	[1,37 „	—	—	0,00178 „]
4	[0,957 „	0,0002 „	—	0,00475 „]
5	[1,2 „	0,00019 „	—	0,0039 „]
6	[1,71 „	0,00039 „	—	— „]
7	[0,683 „	0,00016 „	—	0,00178 „]
8	[1,02 „	0,00016 „	—	0,00356 „]
9	[1,37 „	0,00016 „	—	0,00715 „]
10	[0,835 „	0,000063 „	—	0,00957 „]

In der Tabelle bedeuten gg. geschmacksgleich, Ch. Chinin. hydrochlor., T. Traubenzucker, W. Weinsteinsäure.

Die Tabelle 14 lehrt, daß die *individuellen Verschiedenheiten* des *Geschmacks* sich nicht nur in *der qualitativen Zusammensetzung der Mischungsgleichungen* äußern, sondern auch in *Zahl und Art* der *notwendigen Komponenten.* Während

das Salz für 2 Vpn. salzig und sauer schmeckt, empfindet es eine weitere als salzig und bitter, und alle übrigen haben entweder die Empfindung einer „Herbheit" des Salzes, die ein Bitter in der Mischung notwendig macht, oder sie empfinden das Bitter als solches. Dann aber sind in der Mischunggleichung drei Komponenten vertreten, nämlich salzig, sauer und bitter. Auf Grund von Zahl und Art der Komponenten, kann man verschiedene Typen von Geschmacksgleichungen unterscheiden, und zwar 2- und 3-komponentige, wobei sich die ersteren noch in solche mit den Komponenten salzig und sauer und salzig und bitter gliedern lassen. Für das NH_4Cl überwiegen die 3-komponentigen, die in 7 von 10 Fällen vorkamen. Der Rest verteilt sich dann auf die 2-komponentigen mit salzig und sauer in 2 Fällen, mit salzig und bitter in einem.

Vor allem fällt die *individuelle Verschiedenheit* der Mischungsgleichungen auf. Sie lehrt, daß beim Geschmack eine *Verallgemeinerung* der an einer oder wenigen (2—3) Vpn. gewonnenen *Ergebnisse nicht statthaft* ist. Entsprechend der Verschiedenheit der Gleichungen ist eine *Verständigung* über den Geschmack eines Salzes *sehr erschwert, doch nicht völlig aufgehoben.* Mit großer Übereinstimmung wird angegeben, daß das Ammonchlorid äußerst salzig schmeckt. Das geht auch aus den quantitativen Daten hervor: für 2 Vpn. schmeckte die 0,374 m NH_4Cl-Lösung so salzig wie eine 1,71 m NaCl-Lösung, und bis zu der geringsten bei Vp. 2 gefundenen NaCl-Konzentration von 0,61 m finden wir alle Abstufungen. In 9 von 10 Fällen war auch eine Verständigung über den sauren Geschmack möglich. Auch dessen Stärke ist großen Schwankungen unterworfen, von 0,000595 m W. bei Vp. 1, bis zu 0,00957 m W. bei 10. Über das Bitter ist die Verständigung sehr erschwert, weil es in dem Gesamtkomplex *unterschwellig,* d. h. unter der Wahrnehmungsschwelle bleibt und dann nur als eine Herbheit des Salzes imponiert. Der Grad dieser Herbheit oder des ganz schwach bitteren Geschmackes kann von einzelnen Vpn. allerdings mit großer Genauigkeit angegeben werden. Das lehrt folgende Zusammenstellung für die Vp. 8.

1.	0,374 m	NH_4Cl gg.	[1,02 m	NaCl	+ 0,00016	m Ch.	+ 0,00356 m	W.]
2.	0,374 „	„	[1,02 „	„	+ 0,000152 „	„ „	+ 0,00356 „	„]
3.	0,374 „	„	[1,02 „	„	+ 0,000164 „	„ „	+ 0,00356 „	„]

Die erste Gegenüberstellung von Salz und Mischung repräsentiert die Geschmacksgleichung, die zweite und dritte erscheinen dem Salz gegenüber bereits andersartig, trotzdem sie sich im Chiningehalt um Millionstel einer Normallösung unterscheiden. Daraus ist zu ersehen, mit welcher Feinheit Gleichungen im Gebiet des Geschmackssinnes aufzustellen sind.

In der Tabelle 15 sind die Geschmacksgleichungen für eine Anzahl von Salzen und 3 Vpn. zusammengestellt[1]). Eine genauere Betrachtung ergibt, daß nicht bei allen Salzen die gewählte Konzentration für sämtliche Vpn. die gleiche ist. Das hängt damit zusammen, daß der Grad des Gehaltes an anorganischem Salz, bei dem eine Einwirkung auf die Tastnerven der Zunge eintritt, *individuell* schwankt.

Für sämtliche untersuchten anorganischen Salze ließen sich bei den angeführten Konzentrationen *Mischungsgleichungen* erzielen. Sie sind für *jedes Salz* und *jeden Menschen* in qualitativer und quantitativer Beziehung *verschieden* und ähneln einander nur in wenigen Fällen.

[1]) Skramlik, E. v.: Mischungsgleichungen im Gebiet des Geschmackssinnes. II. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 53, S. 219. 1921.

Tabelle 15. Geschmacksgleichungen.

Vp.	Salz	Chin. hydr.	NaCl	W.	T.
1	0,268 m KCl	gg. 0,000019 m	0,273 m	0,0012 m	—
2	0,268 „ „	„ —	0,410 „	0,000475 „	—
3	0,268 „ „	„ 0,000063 „	0,410 „	0,00095 „	—
1	0,474 m LiCl	gg. —	0,207 m	0,00178 m	—
2	0,474 „ „	„ 0,000113 m	0,240 „	0,000595 „	—
3	0,474 „ „	„ —	0,136 „	0,00095 „	—
1	0,374 m NH_4Cl	gg. 0,00016 m	1,02 m	0,00356 m	—
2	0,374 „ „	„ 0,000202 „	0,957 „	0,00475 „	—
3	0,374 „ „	„ 0,000158 „	1,2 „	0,0039 „	—
1	0,388 m NaBr	gg. 0,000019 m	0,377 m	—	—
2	0,388 „ „	„ 0,000095 „	0,410 „	—	—
3	0,388 „ „	„ 0,000050 „	0,273 „	0,012 „	—
1	0,336 m KBr	gg. 0,000107 m	0,342 m	0,00238 m	—
2	0,336 „ „	„ 0,000252 „	0,496 „	0,00238 „	—
3	0,336 „ „	„ 0,000095 „	0,342 „	0,00179 „	—
1	0,460 m LiBr	gg. — m	0,437 m	0,00118 m	0,056 m
2	0,460 „ „	„ 0,000157 „	0,410 „	0,0012 „	—
3	0,460 „ „	„ 0,000063 „	0,239 „	0,00143 „	—
1	0,408 m NH_4Br	gg. 0,000063 m	0,514 m	0,00535 m	—
2	0,408 „ „	„ —	0,684 „	0,00357 „	—
3	0,408 „ „	„ 0,000126 „	1,16 „	0,00536 „	—
1	0,215 m NaJ	gg. 0,000006 m	0,103 m	0,000595 m	0,078 m
2	0,215 „ „	„ 0,000403 „	0,274 „	—	0,09 „
3	0,215 „ „	„ 0,0005 „	0,119 „	—	—
1	0,241 m KJ	gg. 0,000176 m	0,189 m	0,00212 m	—
2	0,120 „ „	„ 0,000283 „	0,0684 „	0,00083 „	—
3	0,241 „ „	„ 0,000695 „	0,0685 „	—	—
1	0,213 m LiJ	gg. 0,000069 m	0,0855 m	0,00143 m	0,067 m
2	0,213 „ „	„ 0,000278 „	0,205 „	0,00095 „	0,089 „
3	0,213 „ „	„ 0,000346 „	0,086 „	0,00119 „	—
1	0,276 m NH_4J	gg. 0,000031 m	0,342 m	0,00356 m	—
2	0,276 „ „	„ —	0,308 „	0,00358 „	—
3	0,138 „ „	„ 0,00126 „	0,684 „	0,008 „	—
1	0,470 m $NaNO_3$	gg. 0,000057 m	0,0512 m	—	0,0433 m
2	0,235 „ „	„ 0,000088 „	0,0684 „	0,00107 m	0,026 „
3	0,470 „ „	„ 0,00005 „	0,017 „	0,00142 „	—

Alle untersuchten anorganischen Salze weichen also im Geschmack von dem des reinen NaCl mehr oder minder ab. Das ist der *Grund*, warum wir das *Kochsalz* im *täglichen Gebrauch durch kein anderes Salz zu ersetzen vermögen*; am nächsten kommt ihm das LiCl, das für 2 Vpn. den schwachen Beigeschmack sauer, für eine 3. dazu noch bitter besitzt.

Auf Grund der Geschmacksgleichungen ist man nunmehr imstande, den *Grad* des *salzigen Charakters* eines anorganischen Salzes zu bestimmen. Es genügt dazu die bloße Aufstellung des Verhältnisses $\frac{\text{m NaCl}}{\text{m Salz}}$, ein Konzentrationsquotient m-NaCl-Lösung geteilt durch die ihr gleichschmeckende Lösung des anorganischen Salzes, wobei die äquimolekulare Lösung als *Einheit* genommen

wird. In der Tabelle 16 sind diese Faktoren für die einzelnen Salze und Vpn. zusammengestellt; sie sind bei jedem Salze individuell verschieden. Am salzigsten schmecken danach die Ammonsalze, am wenigsten salzig sind in der Regel die Lithiumsalze. Na-, K- und LiJ zeichnen sich durch ihren bitteren Geschmack aus, der besonders darum so deutlich hervortritt, weil sie alle drei schwach-salzig schmecken. Auffallend sauer sind NH_4NO_3 und $(NH_4)_2SO_4$.

Tabelle 16. $f = \frac{\text{m NaCl}}{\text{m Salz}}$.

Salz	Vp. 1	Vp. 2	Vp. 3	Salz	Vp. 1	Vp. 2	Vp. 3
NH_4Cl . . .	2,73	2,56	3,21	LiJ . . .	0,41	0,96	0,41
NH_4J . . .	1,24	1,12	4,95	KJ . . .	0,78	0,57	0,28
NH_4Br . . .	1,01	1,67	2,82	LiCl . . .	0,44	0,50	0,28
KCl	1,02	1,53	1,53	K_2SO_4 . .	0,0	0,75	0,02
$(NH_4)_2SO_4$.	1,13	1,85	0,79	$KHCO_3$ . .	0,57	—	0,03
Na_2SO_4 . . .	1,32	1,32	1,10	$LiNO_3$ . .	0,24	0,46	0,0
$CaCl_2$	1,90	0,75	1,05	$NaHCO_3$.	0,17	0,43	0,03
KBr	1,01	1,47	1,01	$MgCl_2$ . .	0,0	0,31	0,28
NaCl	1,0	1,0	1,0	$NaNO_3$ . .	0,18	0,29	0,04
NH_4NO_3 . .	1,36	1,09	0,54	KNO_3 . .	0,13	0,25	0,04
NaBr . . .	0,97	1,05	0,70	$MgSO_4$ . .	0,0	0,0	0,04
LiBr	0,95	0,89	0,52	$BeSO_4$ . .	0,0	0,0	0,0
NaJ	0,48	1,27	0,55				

Fragt man nach dem Geltungsbereich der Geschmacksgleichungen, so ist zu antworten, daß er mit zunehmender Verdünnung ein eng begrenzter ist. Er schwankt individuell sehr stark. Von einer bestimmten Verdünnung weicht der Geschmack des einheitlichen Körpers von dem der Mischung ab, indem die eine oder andere Komponente schwächer wird oder ganz ausfällt. Bei einzelnen Vpn. kann es nun vorkommen, daß sich Abnahme und Ausfall der einzelnen Komponenten bis in die *stärksten* an *destilliertes Wasser* erinnernden Verdünnungen ganz gleichmäßig vollzieht, so daß die Mischungsgleichungen sozusagen unbegrenzt gültig sind.

Der Ausfall der Komponenten geht bei zunehmender Verdünnung stets in der Reihenfolge ihrer geschmacklichen Intensität vor sich. Hat also das Salz z. B. salzig, bitter und sauer geschmeckt, und zwar so, daß salzig am intensivsten war, bitter schon schwächer, und sauer noch schwächer, so resultiert bei zunehmender Verdünnung ein Geschmack, der aus den Qualitäten salzig und bitter besteht, zuletzt aber nur noch das Salzig erkennen läßt.

Daß Mischung und einheitlicher Körper bei Verdünnung unter Umständen einen verschiedenen Geschmack aufweisen, könnte bei manchen Salzen (s. S. 363) natürlich auch seinen Grund in der zunehmenden *Dissoziation der Salzmoleküle* haben, von denen man ja weiß, daß sie vielfach erheblich anders schmecken als die undissoziierten Anteile. Die *Dissoziation allein* ist aber nicht ausschlaggebend, sonst dürften bei der gleichmäßigen Verdünnung von Salzlösung und Mischung sich nicht individuelle Unterschiede bemerkbar machen, die sich darin äußern, daß bei dem einen die beiden bis zur stärksten Verdünnung gleich schmecken, während sie bei einem anderen schon bei schwacher Verdünnung auseinandergehen.

Der Geschmack der anorganischen Salze ist also eine *vierdimensionale Mannigfaltigkeit* mit den Komponenten bitter, salzig, sauer und süß. Man vermag nach längerer Übung den ursprünglich einheitlich erscheinenden Geschmack eines anorganisches Salzes in seine Komponenten aufzulösen und entsprechend ihrer Intensität Mischungen aus den Vertretern des rein bitteren, salzigen, sauren

und süßen Geschmacks herzustellen, die sich durch den *Geschmackssinn* von der Lösung des einheitlichen Körpers nicht unterscheiden lassen. Niemand besitzt die Befähigung zur Analyse mit dem Geschmack von Anfang an, sie muß vielmehr erst erworben werden, ähnlich wie dies beim Gehör der Fall ist.

c) *Die Geschmacksfolge.*

Bisher war nur von Salzen die Rede, die einen bestimmten Geschmack aufweisen, der aber auch nach längerem Verweilen in der Mundhöhle *keine Veränderung* in *qualitativer Beziehung* erfährt. Die Empfindung wird nur in toto allmählich schwächer. Das beruht zum Teil auf dem Zufluß von Speichel, der eine Verdünnung herbeiführt, zum Teil vielleicht auf Erscheinungen der Umstimmung.

Es gibt aber auch Stoffe, bei denen *ein Wechsel im Geschmack* festzustellen ist, die also z. B. im Anfang bitter, später nur süß schmecken oder umgekehrt. Cohn führt in seinem Buch eine große Anzahl von chemischen Substanzen an, bei denen eine solche Geschmacksfolge zu verzeichnen ist. Dabei sind natürlich auch diejenigen Fälle von besonderem Interesse, bei denen eine in den Mund genommene Substanz zuerst *geschmacklos erscheint* und nach einigem Verweilen in der Mundhöhle einen Geschmack aufweist. Bei solchen Stoffen könnte daran gedacht werden, daß unter dem Einfluß der in dem Speichel vorhandenen Fermente und Salze Spaltungen und Dissoziationen vor sich gehen, die zum Auftreten von schmeckenden Substanzen führen. Doch ist dies vorerst nur eine Vermutung, die eines Beweises erst bedarf.

Es sei darauf aufmerksam gemacht, daß es sich nahezu bei sämtlichen von Cohn angeführten Stoffen um *sehr komplizierte Verbindungen* handelt, die nicht leicht in völlig reinem Zustande zu erhalten sind. Hier wird noch viel Arbeit von seiten der Chemiker und Physiologen notwendig sein, bevor die komplizierten Verhältnisse der eigenartigen Geschmacksfolgen vollkommen klargestellt sind.

Der einzige Körper, der bisher auf dieses merkwürdige Verhalten näher untersucht wurde[1]), ist das $MgSO_4$. Die interessante Erscheinung der Geschmacksfolge besteht darin, daß sich beim $MgSO_4$ zeitliche Unterschiede im Auftreten der Komponenten bemerkbar machen. Das Salz verursacht zuerst eine starke Bitterempfindung, die nach Ablauf einer gewissen Zeit einem allmählich ansteigenden Süß weicht.

Durch Verwendung eines Tasterschlüssels in Verbindung mit einem elektrisch betriebenen Registriermagneten gelingt es ganz leicht, die zeitlichen Verhältnisse des Auftretens der beiden Qualitäten auf der berußten Trommel eines Ludwig-Baltzarschen Kymographions aufzunehmen. Es empfiehlt sich, *drei Zeitpunkte* festzuhalten: den Augenblick, in dem das Salz in den Mund genommen wird, den der ersten Bitter- und den der ersten Süßempfindung. Nach einiger Übung halten die Vpn. diese Zeiten mit einer genügend großen Genauigkeit fest, wie aus den beifolgenden Daten hervorgeht:

Erste Bitterempfindung nach	1,19	1,23	1,22	1,20	Sekunden
Erste Süßempfindung nach weiteren	32,5	28,0	26,5	34,9	„

Es muß hervorgehoben werden, daß auch die zeitlichen Verhältnisse *individuellen Schwankungen* unterworfen sind.

Auf den ersten Blick erscheint es ganz ausgeschlossen, daß es gelingen könnte, die zeitlichen Unterschiede, die offenbar durch eine Eigentümlichkeit des $MgSO_4$ bedingt sind, durch eine Mischung aus Traubenzucker und Chinin nachzuahmen. Tatsächlich gelingt es bei bestimmten Vpn. durch sorgfältiges Abmessen des Traubenzuckers gegenüber dem Chinin die Mischung dem Salze so ähnlich zu machen, daß auch die zeitlichen Unterschiede übereinstimmen. Auf diese Weise wird dann eine Unterscheidung des Salzes von der

[1]) Skramlik, E. v.: Zitiert auf S. 359.

Mischung unmöglich. Die Genauigkeit, mit der die Bestimmung durchgeführt werden muß, geht aus folgenden Belegen hervor:

1. 0,406 m $MgSO_4$ [0,000095 m Ch. + 0,1365 m T. + 0,00012 m W.]
2. 0,406 „ „ gg. [0,000095 „ „ + 0,135 „ „ + 0,00012 „ „]
3. 0,406 „ „ [0,000095 „ „ + 0,133 „ „ + 0,00012 „ „]

Für die betreffende Vp. kam das Bitter durchschnittlich 1,21 Sekunden nach Einnahme des *Salzes*, das Süß nach weiteren 30,2 Sekunden; bei Mischung 2 kam das Bitter im Durchschnitt 1,1 Sekunden nach Einnahme, das Süß nach weiteren 28,6 Sekunden. Diese geringen zeitlichen Differenzen können auch bei gespannter Aufmerksamkeit nicht als verschieden erkannt werden, daher repräsentiert 2 die Geschmacksgleichung. Bei Mischung 1 kommt das Süß nach durchschnittlich 20 Sekunden, bei Mischung 3 tritt es überhaupt nicht auf. In beiden Fällen kann von einer geschmacklichen Übereinstimmung nicht mehr gesprochen werden. Es gelingt also bei einzelnen Individuen durch genaue Abstufung des Traubenzuckergehaltes der Mischung, wobei es auf Konzentrationsunterschiede von $\pm$ 0,002 m T. ankommt, *Gleichungen* zu erzielen. Sehr interessant ist, daß diese beim gewöhnlichen Schmecken (Verwendung reinen Traubenzuckers) nicht erkannt wurden. Indessen gelingt es nicht immer, durch genaue Abmessung des Traubenzuckergehaltes der Mischung die zeitlichen Unterschiede im Auftreten der Komponenten beim Salz nachzuahmen. Die Ursache dieses Verhaltens kann nach den bisherigen Erfahrungen in zweierlei gelegen sein: Entweder vollzieht sich der Übergang vom Bitter zum Süß so unvermittelt, daß bei der oben angeführten minimalen Steigerung der Konzentration das Süß, das zuvor selbst bei langem Zuwarten nicht wahrgenommen wurde, nun gleichzeitig mit dem Bitter auftritt. So kam bei Verwendung von $MgSO_4$ bei einem Individuum das Bitter durchschnittlich 4,4 Sekunden nach Einnahme des Salzes auf, das Süß durchschnittlich nach weiteren 33,6 Sekunden.

1. 0,406 m $MgSO_4$ gg. [0,000095 m Ch. + 0,246 m T.] für die Dauer von 31 Sekunden
2. 0,406 „ „ [0,000095 „ „ + 0,348 „ „]

Bei Mischung 1 tritt selbst bei langem Zuwarten kein Süß in Erscheinung, bei 2 tritt das Süß 1—2 Sekunden nach dem Bitter auf. In dem angeführten Fall ist die Mischung 1 mit dem Salz geschmacksgleich während der Dauer von etwa 30 Sekunden. Von da ab weiß die Vp., welche Lösung ihr gereicht wurde. Tritt das Süß nach Ablauf dieser Zeit, die sehr wohl geschätzt werden kann, in Erscheinung, so handelt es sich um das Salz, sonst um die Mischung.

Es kann aber auch geschehen, daß der Geschmack des Salzes von vornherein kein mildes Bitter ist, wie sich dies in den bisher beschriebenen Fällen verhielt, sondern ein ganz reines Bitter, das bloß einer Chininlösung zukommt. Dann darf natürlich kein Traubenzucker in die Mischung getan werden, und diese ist dem Salze im Geschmack völlig gleich, solange das Süß des letzteren erfahrungsgemäß nicht zum Vorschein kommt. Alles in allem läßt sich sagen, daß die Erscheinungsweise der Geschmacksfolge schon bei *einem* Körper eine große Mannigfaltigkeit aufweist, da sie individuell verschieden verläuft.

Im Anschluß daran erhebt sich die Frage, worauf denn überhaupt die zeitlichen Unterschiede im Auftreten zweier Qualitäten zurückzuführen sind. Es könnte daran gedacht werden, daß das längere Verweilen der $MgSO_4$-Lösung auf der Zunge eine *Umstimmung des Geschmacksapparates* hervorruft, welche von einem bestimmten Augenblicke an ein Süß vortäuscht. Dieser Gedanke liegt um so näher, als das $MgSO_4$ tatsächlich häufig einen süßen Nachgeschmack erzeugt und bei den meisten Leuten auch eine Umstimmung hervorruft, die das Trinkwasser, das zur Spülung verwendet wird, süß erscheinen läßt. Dieses Phänomen könnte als ein *sukzessiver Geschmackskontrast* angesprochen werden, in Analogie zu dem physiologisch-optischen, der uns in Form der Nachbilder bekannt ist. Man muß dann nur ein unterschiedliches geschmackliches Verhalten bei einzelnen Personen annehmen, und zwar in dem Sinne, daß gelegentlich die Umstimmung noch während der Salzprobe eintritt.

Die Ursache liegt aber zumeist in etwas anderem. Für gewisse Personen ist der *Speichel* ausschlaggebend. Fügt man für diese zu der $MgSO_4$-Lösung im Reagensglase die gleiche Menge Speichel zu, die von ihnen durchschnittlich bei der Prüfung des Salzes während 5 Minuten sezerniert wird (2—3 ccm), so schmeckt die mit Speichel gut durchmischte Salzlösung von vornherein nicht bitter, sondern gleich süß.

Aus diesen Bemerkungen geht hervor, daß die Geschmacksfolge eine sehr komplizierte Erscheinung darstellt, die von einer großen Zahl von Faktoren abhängt. Sie lehren aber auch, warum sich nicht für jedes Salz und jede Vp. eine Geschmacksgleichung ermitteln läßt.

VII. Zur Theorie des Geschmackssinnes.

Als Hauptergebnis der im VI. Kapitel mitgeteilten Tatsachen stellte sich heraus, daß die *Gesamtheit aller möglichen Geschmacksreize* viel größer ist als die der *erzeugbaren Empfindungen*. Es ergibt sich also eine gewisse Beschränktheit in der Leistungsfähigkeit des Geschmacks, der nicht jede Reizart mit einer eigenen Empfindungsqualität beantwortet. Unter allen gegebenen Empfindungen treten immer wieder *vier* in den Vordergrund, die sich psychisch als etwas Einheitliches charakterisieren[1]). Es sind dies *bitter*, *salzig*, *sauer* und *süß*. Von diesen läßt sich bis auf rein *salzig* jede durch einheitliche *Substanzen* der verschiedenartigsten Konstitution hervorrufen. Während z. B. ein reines Grün nur durch *ein* Licht ganz bestimmter Wellenlänge zu erzeugen ist, kann die Empfindung rein Bitter durch *zahlreiche einheitliche chemische Stoffe* ausgelöst werden.

Es gibt aber im Gebiete des Geschmacks auch Empfindungen, die sich bei näherer sinnlicher Prüfung nicht als einheitlich herausstellen, sondern als sog. *Mischgeschmäcke*. Diese lassen sich sämtlich nach Erlangung einer gewissen *Übung* sinnlich in ihre Bestandteile *zergliedern*, wenn sie auch ursprünglich durchaus einheitlich erscheinen. Dabei ergeben sich als Komponenten *bitter*, *salzig*, *sauer* und *süß*.

Es liegen also auch hier wieder die Verhältnisse prinzipiell anders als beim Gesicht. Wir können bei diesem nämlich nicht sagen, daß Rot und Blau einfache Empfindungen darstellen, ein Purpurton aber, der aus Rot und Blau zusammengemischt werden muß, nicht. Auch bei dem Purpurton erleben wir eine einfache Empfindung, die sich psychologisch in ihre *Bestandteile nicht sondern* läßt. Man kann beim Purpur nur sagen, daß es an Rot und Blau *erinnert*, wir können aber nicht sagen, daß Rot und Blau etwa nebeneinander bestehen. Auch läßt sich durchaus nicht ein *bestimmtes Rot* und ein *bestimmtes Blau* aus dem Purpur herausempfinden.

Beim Geschmack, mit dessen Hilfe wir *analysieren* können, sind wir dagegen sehr wohl imstande, die beiden Komponenten eines aus zwei oder mehr Bestandteilen zusammengesetzten Mischgeschmacks anzugeben und auch in ihrem Intensitätsverhältnis zu begutachten. Der Beweis dafür konnte u. a. trotz beträchtlicher *individueller Unterschiede* dadurch geliefert werden, daß wir den *Mischgeschmack*, den ein einheitlicher Körper hervorruft, auch durch *Mischung* von *Vertretern* der vier Geschmacksqualitäten bitter, salzig, sauer und süß zu erzeugen vermögen.

Im Anschlusse an diese Festellung ist hervorzuheben, daß eine *kontinuierliche Reihe einheitlicher Stoffe*, bei der sich benachbarte Glieder nur minimal voneinander unterscheiden, die man also als stetigen Übergang von einer Prinzipalempfindung zu einer anderen benützen kann, beim *Geschmack nicht aufzustellen* ist. Bekanntlich können wir beim *Gesichtssinn* von rot zu blau durch eine kontinuierliche Reihe stetig abgestufter Empfindungen übergehen, und zwar auf zweierlei Wege: durch die *Reihe* der *Spektralfarben*, aber auch durch die der *Purpurtöne*. Ebenso können wir beim *Gehör* von einer kontinuierlichen Reihe

[1]) Vgl. hier auch W. Sternberg: Die Zahl der Geschmacksqualitäten. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 125, S. 522. 1908.

von Empfindungen sprechen: von den tiefsten hörbaren Tönen kann man durch eine stetige Abstufung bis zu den höchsten gelangen. Beim *Geschmack* stößt die Aufstellung einer solchen Reihe, die an und für sich sehr wohl denkbar ist, auf eigenartige Schwierigkeiten.

Vor allem stören die großen *individuellen Schwankungen* in den Empfindungen bei Anwendung objektiv gleicher Reize. Weiter ist uns eine große Anzahl von Zwischengliedern noch gar nicht bekannt; diese muß der Chemiker zum großen Teil noch liefern. Es unterliegt keinem Zweifel, daß eine solche Aufgabe *lösbar* ist. Damit ist aber der Darstellung von Reihen von Übergangsgeschmäcken noch gar nicht gedient, weil man für jeden Menschen eine eigene besitzen müßte.

Endlich erlebt man beim Geschmack aber nicht allein *einheitliche Empfindungen*, sondern auch *Geschmacksfolgen*, die ein Analogon zu den Geruchsfolgen darstellen und vom Gesichts- und Gehörssinn her nicht bekannt sind. Auch diese sind dadurch gekennzeichnet, daß die einzelnen Geschmäcke, die nacheinander auftreten, sich wieder als die Empfindungen bitter, salzig, sauer und süß darstellen.

Auf Grund dieser Feststellungen lassen sich bitter, salzig, sauer und süß als *Prinzipalempfindungen*, als die *Komponenten des Geschmackssinnes* ansprechen. Die als Reize wirksamen einheitlichen Substanzen lösen dann entweder *eine* von diesen *Prinzipalempfindungen* aus, oder einen *Mischgeschmack*, der sich aus diesen Komponenten zusammensetzt, oder aber endlich eine *Geschmacksfolge*, die sich als ein *Nacheinander* von zwei Komponenten charakterisieren läßt.

Die Gesamtheit der *Geschmacksempfindungen* kann daher als eine *vierdimensionale Mannigfaltigkeit* mit den *Komponenten bitter, salzig, sauer und süß* dargestellt werden. Die genaue Charakterisierung einer Empfindung erfolgt dann *erschöpfend* durch die Angabe von *vier* Bestimmungen. Bezeichnet man diese als vier verschiedene Tätigkeiten, so läßt sich jede *Empfindung* als ein der Intensität nach *variabler Zustand* ansehen, der sich durch den *Grad* von *vier Tätigkeiten* definieren läßt, von denen jede einer Prinzipalempfindung entspricht.

Sucht man nach einer Erklärung für diese fundamentale Tatsache, so begegnet man ähnlichen Schwierigkeiten, wie beim Gesichtssinn. Es muß vorerst völlig unentschieden bleiben, wie man sich das Zustandekommen dieser vier Tätigkeiten zu denken hat. Eine Anzahl der hier vorhandenen Möglichkeiten sind für das Gesicht von Helmholtz in seiner berühmt gewordenen Theorie eigens erörtert worden. Auch beim Geschmack könnte es sich um Unterschiede in den *peripheren* und *zentralen* Faktoren handeln, wobei jetzt zu den peripheren die Receptoren und die Nervenfasern gezählt werden sollen. Es könnte sich um *vier* verschiedene *Nervenfasern* oder um *vier verschiedene Tätigkeitsweisen einer Nervenfaser* handeln, auch könnten die gleichen Nervenfasern durch Verbindung mit bestimmten Zellen im Zentralorgan die qualitativen Unterschiede bedingen. Bei der Unmöglichkeit einer genauen experimentellen Prüfung ist es vorerst völlig müßig, die einzelnen Wahrscheinlichkeiten zu erörtern.

Es erhebt sich nunmehr die Frage, ob sich die Gesamtheit der Geschmacksempfindungen in einem *Modell* darstellen läßt, wie dies beim Gesichtssinn geschehen ist. Stellen die Geschmacksempfindungen eine *vierdimensionale* Mannigfaltigkeit dar, so geht daraus genügend klar hervor, daß sie mit einem Gebilde des Euklidischen Raumes nicht zur Deckung gebracht werden können. Nun wird schon seit langem auch beim Gesichtssinn die Aufgabe dadurch vereinfacht, daß man sich auf eine Darstellung der *Reizarten* beschränkt und dabei von deren *absoluter Intensität* Abstand nimmt. In diesem Falle beträgt die Zahl der Abmessungen nur noch drei, und es ergibt sich die Möglichkeit, die Mannigfaltigkeit

in unserem Raume zur Darstellung zu bringen. Als eine geeignete Form bietet sich hierfür, worauf HENNING[1]) hingewiesen hat, jeder viereckige Körper, in dessen Ecken die Grundgeschmäcke untergebracht werden. Auf den Kanten befinden sich dann die Orte für die Mischungen zu zweit, auf den Flächen die für Mischungen zu dritt und im Innern des Körpers die für Mischungen zu viert der an den Kanten stehenden einfachen Geschmackskörper. Die Orte beliebiger Mischungen müssen dabei quantitativ nach der Schwerpunktskonstruktion festgelegt werden. Als einfachste Darstellungsform eignet sich das *reguläre Tetraeder* (s. Abb. 65).

Es fragt sich nun, wie weit mit einer solchen Veranschaulichung die Mannigfaltigkeit der Erscheinungen bei den Geschmacksempfindungen tatsächlich wiedergegeben wird[2]).

a) In erster Linie ist hier hervorzuheben, daß die Orte für einfache Geschmäcke und den ihnen entsprechenden Geschmacksmischungen nicht, wie es HENNING wünscht, *nur* an der Oberfläche des Tetraeders untergebracht werden können. Dies würde nämlich besagen, daß es einfache Reizarten mit zwei, auch mit drei „Ähnlichkeiten" (nach HENNING) gibt, nicht aber solche mit vier. Davon ist aber, wie ein Blick auf die Tabelle mit den Mischungsgleichungen S. 363 ergibt, natürlich keine Rede. Wohl sind die Körper mit vier „Ähnlichkeiten" selten, aber sie kommen jedenfalls vor und dürfen nicht vernachlässigt werden. Es müssen also *nicht nur die Oberfläche*, sondern auch der *ganze vom Tetraeder eingeschlossene Raum* zur Darstellung der gesamten Mannigfaltigkeit der Geschmacksempfindungen verwertet werden.

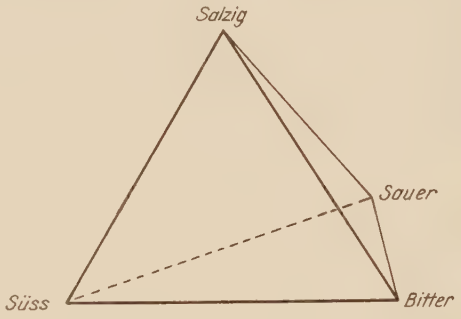


Abb. 65. Geschmackstetraeder nach HENNING.

b) Zum zweiten muß man sich vollkommen klar sein, daß eine Darstellung der physikalischen Verhältnisse bei Mischungen von zwei, drei oder vier Geschmackskörpern nach der Schwerpunktskonstruktion in einer Linie, Fläche und im Raume möglich ist. Es läßt sich aber so niemals der *Empfindungserfolg* darstellen. Denn wir erleben wohl eine Geschmacksempfindung, die zuerst den Eindruck von etwas Einheitlichem macht, die wir aber nach einiger Zeit sinnlich in ihre Bestandteile *aufzulösen* vermögen. Es bleibt also in der Darstellung vollkommen unberücksichtigt, daß wir aus einem Gemisch die Bestandteile *herauszuanalysieren* vermögen.

c) Sehen wir aber von der wichtigen Tatsache der psychologischen Analyse ab, so können wir auf und in dem Tetraeder nach der Schwerpunktskonstruktion die Orte bestimmen, an die die Geschmacksempfindungen zu setzen sind, welche durch einen *einheitlichen Körper*, aber auch der ihm *geschmacksgleichen Mischung*, hervorgerufen werden. Diese sind natürlich leicht festzustellen. Ein bestimmter Ort wäre z. B. vom KCl, ein anderer dem LiCl oder $MgCl_2$ zuzuweisen. Indessen kann von einer eindeutigen Bestimmtheit aller dieser Orte gar keine Rede sein, und zwar deshalb nicht, weil sie *individuell* nicht nur in quantitativer, sondern,

[1]) HENNING, H.: Die Qualitätenreihe des Geschmacks. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg., Abt. 1, Bd. 74, S. 204. 1916.

[2]) Vgl. hier auch die interessanten Ausführungen von J. v. KRIES: Über Empfindungsmannigfaltigkeiten und ihre geometrische Darstellung. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 56, S. 281. 1925.

was hier hauptsächlich in Frage kommt, in qualitativer Beziehung sehr stark wechseln. Wo nach den Angaben des einen das KCl hingesetzt werden müßte, hat nach den Angaben des anderen das $MgCl_2$ zu stehen usf. Wir müßten also für jedes Individuum einen eigenen Geschmackskörper aufstellen.

d) Ist noch zu berücksichtigen, daß in keinem Geschmackskörper die Erscheinungen der Geschmacksfolgen darzustellen sind.

Aus allen diesen Bemerkungen geht hervor, daß eine Darstellung der Geschmacksempfindungen in einem Modell nur sehr begrenzten Wert hat. Es ist daher zweckmäßiger, von allen diesen Darstellungen Abstand zu nehmen und vom Geschmack als einer *vierdimensionalen Mannigfaltigkeit* zu reden.

Von Interesse ist die Durchführung eines Vergleiches zwischen dem Geschmack und den anderen Sinnen, vor allem Gesicht und Gehör. Mit dem *Gesichtssinn* hat der *Geschmack gemeinsam*, daß wir *Mischungsgleichungen aufstellen* können, mit dem *Ohr*, daß wir die durch den einheitlichen Körper ausgelöste Empfindung nach einiger Übung mit Sicherheit in ihre Komponenten aufzulösen vermögen. Die *individuelle Verschiedenheit* der Geschmacksgleichungen stellt ein *Analogon* dar zu den aus der physiologischen Optik her bekannten Rayleigh*schen Gleichungen*. Während diese aber nur eine Abweichung von den bei den normalen Trichromaten gefundenen Gesetzmäßigkeiten sind, können wir beim Geschmack überhaupt keine Norm ermitteln. Im Gegensatz zu anderen Sinnesorganen lösen hier *objektiv gleiche* Reize *subjektiv verschiedene* Empfindungen aus, von denen wir uns mit Hilfe der Geschmacksgleichungen ein Bild zu machen vermögen.

VIII. Nachgeschmack, Umstimmung, Kontrast und Unterdrückungserscheinungen.

Im Laufe der Zeit sind im Gebiete des Geschmackssinns eine Anzahl von Erscheinungen bekannt geworden, die in Übereinstimmung mit den in der physiologischen Optik gebräuchlichen Namen als *Nachgeschmack, Umstimmung und Kontrast* bezeichnet werden können. Hierzu kommen noch eigenartige Phänomene der *Unterdrückung*, die zum Teil auch von der physiologischen Optik her bekannt sind.

1. Der Nachgeschmack.

Als *Nachgeschmack* wären im Einklang mit Nachbild jene Phänomene zu definieren, bei denen sich ein *Überdauern der Empfindung* über *den Reiz* nachweisen läßt. Erzeugen wir z. B. die Qualität süß durch irgendeine Substanz, entfernen diese hernach durch gründliche Reinigung vollkommen von der Zunge und erleben nun noch eine Geschmacksempfindung, so läßt sich hier von einem Nachgeschmack reden.

Solche Erscheinungen sind vielfach in der Literatur beschrieben. Es erhebt sich nun die Frage, ob es sich bei unseren Erscheinungen um wirkliche Nachgeschmäcke im strengen Sinne der Definition gehandelt hat. Beim *Geschmack* liegen freilich die Verhältnisse zweifellos viel komplizierter als beim *Gesicht*. Während wir nämlich bei diesem die *zeitliche Abgrenzung* des *Reizes* in der Gewalt haben, ist dies beim *Geschmack* nicht der Fall. Wir sind wohl imstande auszusagen, daß der Reiz zu wirken aufgehört hat oder in seiner Größe unter die Schwelle gesunken ist, wenn keine Empfindung mehr zu verzeichnen ist. Wir können aber bei *Empfindungen*, die auch nach Ausspülen des Mundes *verbleiben*, noch nicht von *Nachempfindungen* sprechen, die den Reiz überdauern, weil wir in einem solchen Falle niemals sicher sind, daß die reizende Substanz wirklich vollkommen entfernt ist. Sind an dem Zustandekommen von Geschmacksempfindungen auch *Adsorptionsprozesse* beteiligt, so sind diese durch bloßes Reinigen der Mundhöhle mit Wasser nicht immer und nicht ohne weiteres aufzuheben.

An ein Haften der Substanz auf der Zunge könnte man bei einer Reihe von Bitterstoffen, besonders Chinin, denken, die nach wiederholter Einnahme in die Mundhöhle in stärkeren Dosen eine zunehmende Bitterempfindung verursachen, die durch *Nachspülen von Wasser nicht* zu beseitigen ist. Hier hilft man sich erfahrungsgemäß am besten durch Kauen von Brot, wobei wahrscheinlich durch Adsorption das Chinin entfernt wird. Man ist aber imstande, auch dann noch die Bitterempfindung durch Vorstrecken der Zunge hervorzurufen, die offenbar durch die Wasserverdunstung und die dadurch bedingte Konzentrationsverstärkung neuerdings aufkommt. In diesem Falle kann man also nicht ohne weiteres von einem Nachgeschmack reden, solange nicht mit Sicherheit erwiesen ist, daß auf der Zunge keine Teilchen verblieben sind.

Handelt es sich aber um einen wirklichen Nachgeschmack, so ist er als ein *gleichartiger* zu bezeichnen, wenn die *Nachempfindung* mit der *ursprünglichen Empfindung* in der *Qualität gleich* ist. Stimmen im Gegensatz dazu die beiden untereinander *nicht* überein, so ist die Bezeichnung *andersartiger Nachgeschmack* am Platze.

Gleichartige Nachgeschmäcke gelangen nur selten zur Beobachtung. Ein *andersartiger Nachgeschmack* ist bei Verwendung einer Anzahl von Salzen zu verzeichnen. Hierher gehören vor allem $MgSO_4$, $MgCl_2$, KNO_3, $LiNO_3$, NH_4NO_3, $NaHCO_3$, wobei zumeist dem vorwiegenden Bittergeschmack des Salzes eine süße Nachempfindung folgt[1]). Hier könnte nun gesagt werden: Dieser Nachgeschmack ist auf verbleibende Reste der genannten Stoffe auf der Zunge zurückzuführen, denn wir wissen von ihnen, daß sie in starker Verdünnung *süß* schmecken. Dann aber bleibt unerklärlich, warum diese Süßempfindung nicht auch nach Einnahme von NaCl, KCl, LiCl u. a. Salzen auftritt, von denen ebenfalls bekannt ist, daß sie in großer Verdünnung *süß* schmecken[2]). Außerdem ist durch dieses Argument nicht geklärt, warum der süße Nachgeschmack *starken individuellen Schwankungen* unterworfen ist, denn wir wissen sehr wohl, daß er nicht bei jedem und nicht in der gleichen Qualität auftritt. In diesen Fällen dürfen wir also mit hoher Wahrscheinlichkeit von einem *Nachgeschmack* reden, doch bedarf dieses Kapitel der Geschmacksphysiologie zweifellos einer weitgehenden Bearbeitung.

2. Die Umstimmung des Geschmacks.

Unter *Umstimmung* sollen alle jene Erscheinungen verstanden sein, bei denen das Geschmackswerkzeug infolge einer vorangegangenen Reizung nun nicht mehr so arbeitet wie in der Norm. Dies kann sich im wesentlichen in zweierlei Weise äußern. a) Der *gleiche Reiz* führt nicht mehr zu der *gleichen Intensität* der Empfindung wie ursprünglich. Dabei kann unter Umständen geschehen, daß er vollkommen unwirksam wird. b) Die vorangegangene Reizqualität bewirkt, daß die anderen, später dargebotenen, nun nicht die gewohnte Qualität erzeugen, sondern eine andersartige, wobei natürlich auch ein Stoff einen Geschmack aufweisen kann, der in der Norm völlig geschmacklos ist.

a) In seinen Versuchen an einzelnen Papillen stieß Kiesow[3]) auf die Erscheinung, daß eine Papille nach wiederholter Reizung mit der gleichen Substanz für diese plötzlich wenig oder gar nicht empfindlich wird. Andere Qualitäten können aber in diesem Zustande noch mit gleicher Sicherheit wahrgenommen werden. Es handelt sich um ein Phänomen, das jeder mit Leichtigkeit zu bestätigen vermag, und das aus dem täglichen Leben sehr wohl bekannt ist. Ein wohlgesüßtes Getränk muß nachgezuckert werden, wenn man eine sehr süße

[1]) Skramlik, E. v.: Mischungsgleichungen im Gebiete des Geschmackssinnes. II. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 56, S. 219. 1922.

[2]) Vgl. Renqvist: Der Geschmack. Zitiert auf S. 335.

[3]) Kiesow, F.: Schmeckversuche an einzelnen Papillen. Wundts philos. Studien Bd. 14, S. 391. 1898.

Speise zwischendurch genossen hat. Hier ist auch der Beobachtung zu gedenken, daß Zuckerkranke weder den in ihrem Speichel befindlichen Zucker schmecken, noch den süßen Geschmack einer 0,029 m Rohrzuckerlösung wahrzunehmen vermögen.

Eine systematische Bearbeitung dieser Art von Umstimmungserscheinungen beim Geschmack steht noch aus; Ansätze dazu finden sich in einer Arbeit von Backman[1]).

b) Eine sehr interessante hierhergehörige Erscheinung äußert sich darin, daß nach beendeter Prüfung eines Stoffes (vor allem verschiedener Salze) das zur Ausspülung des Mundes verwendete Trinkwasser nicht wie gewöhnlich geschmacklos erscheint, sondern einen besonderen Geschmack hat, der nach dem Auswerfen sofort verschwindet. Erscheinungen dieser Art sind von Adducco und Mosso[2]), Nagel[3]), Herlitzka[4]) und mir[5]) beschrieben worden.

Taucht man die Zunge längere Zeit in eine 0,05 m Schwefelsäurelösung ein, so erscheint hintennach destilliertes Wasser süß. Diese Beobachtung wurde zuerst von Adducco und Mosso gemacht und ist von mehreren Forschern, wie Oehrwall[6]) und Kiesow[7]), bestätigt worden. Verwendet man im Versuch eine 0,01 m H_2SO_4-Lösung, so tritt die beobachtete Wirkung *nicht* ein. Ebenso bleibt sie aus, wenn man den Versuch mit Ameisen-, Essig- oder Citronensäure anstellt. Man muß also schon von einer Umstimmung des Geschmacksapparates reden, die für die *Schwefelsäure durchaus spezifisch* ist.

Nagel hat gefunden, daß nach Ausspülen des Mundes mit einer 0,4 m Lösung von $KClO_3$, aber auch bei Anwendung schwächerer Lösungen, die man gewöhnlich zum Gurgeln verwendet, Trinkwasser oder destilliertes Wasser durch längere Zeit süß-säuerlich schmeckt. Das gleiche wurde an Lösungen von Calciumnitrat und Calciumchlorid beobachtet, nur ist der Geschmack von Wasser nach Einnahme von Kaliumnitrat neben süß viel saurer als bei den anderen angeführten Salzen. Wie die bisher angeführten Stoffe wirken auch Natronlauge in 0,37 m Lösung, sowie Manganchlorür ($MnCl_2 + 4\,aq$). Besonders eigenartig ist die Beobachtung von Herlitzka, daß nach Darbietung von Kobalt- und Nickelchlorür ($CoCl_2$ bzw. $NiCl_2$) destilliertes Wasser süß schmeckt.

Nagel leitet diese Erscheinung von einer temporären *Umstimmung* des Geschmacksapparates her, und es empfiehlt sich, seine Bezeichnung für diese Erscheinung festzuhalten. Die Umstimmung tritt nicht bei allen Personen in gleicher Weise auf, d. h. es kann vorkommen, daß nach Anwendung des gleichen Salzes destilliertes Wasser dem einen *süß*, dem anderen *sauer* schmeckt.

In vereinzelten Fällen kommen *Nachgeschmack* und *Umstimmung vergesellschaftet* vor. Wahrscheinlich gehören in dieses Gebiet auch alle jene Fälle, bei denen ein ausgeprägter Geschmack einen zweiten deutlicher macht. So schrieb schon Johannes Müller[8]): „Wenn ich Calamuswurzeln gekaut habe, so schmeckt mir Milch und Kaffee nachher säuerlich; der Geschmack des süßen verdirbt

[1]) Backman, E. L.: Einige Ermüdungserscheinungen innerhalb des Geruchs- und Geschmackssinns. Hygiea 1917, S. 886.

[2]) Adducco, V. u. U. Mosso: Ricerche supra la fisiologia del gusto. Giorn. accad. med. di Torino Bd. 34, S. 39. 1886.

[3]) Nagel, W. A.: Über die Wirkung des chlorsauren Kalis auf den Geschmackssinn. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 10, S. 235. 1896.

[4]) Herlitzka, A.: Sul sapore metallico, sulla sensazione astringente e sul sapore dei sali. Arch. di fisiol. Bd. 5, S. 217. 1908.

[5]) Skramlik, E. v.: Zitiert auf S. 371.

[6]) Oehrwall: Zitiert auf S. 352.

[7]) Kiesow, F.: Beiträge zur physiol. Psychologie des Geschmackssinnes. Wundts philos. Studien Bd. 10, S. 523ff. 1897.

[8]) Müller, J.: Handb. d. Physiol. d. Menschen Bd. II, S. 493. Coblenz 1846.

den Geschmack des Weines, der Geschmack des Käses erhöht ihn." Oehrwall denkt hierbei wohl nicht mit Unrecht mehr an eine *Umstimmung des Gefühlstones* als des Geschmackes, d. h. er nimmt an, daß nach dem Süßen das Saure *unangenehmer* empfunden wird als ohne die vorhergehende Einwirkung. Bekanntlich schmecken säuerliche Getränke nach stark süßen besonders auffallend sauer. Das beruht nicht, wie man vermuten könnte, auf einer Zunahme der Empfindlichkeit für den sauren Geschmack.

Im Experiment mit sukzessiver Reizung des Geschmacksfeldes durch eine starke Zuckerlösung und verschiedene schwache Lösungen von Schwefelsäure konnte Oehrwall nicht nur kein Sinken der Schwelle für sauer feststellen, sondern sogar eine merkliche Erhöhung.

3. Der Kontrastgeschmack.

Daß eine schmeckende Lösung, welche auf eine bestimmte Stelle des Geschmacksfeldes aufgebracht wird, in erster Linie auf diese Stelle selbst einwirkt, läßt sich natürlich gar nicht bezweifeln. Es gibt aber daneben eine Reihe von Tatsachen, die darauf hindeuten, daß sich irgendeine Wirkung nicht nur auf die *behandelten*, sondern auch auf *benachbarte* Teile, vielleicht sogar das gesamte Geschmackswerkzeug erstreckt. Diese indirekten Modifikationen des Eindrucks kann man im Anschluß an Brücke als Induktionen bezeichnen. Man nennt dann diejenige Substanz, die nicht an der Darbietungsstelle, sondern in der näheren oder ferneren Umgebung eine bestimmte Modifikation hervorruft, die *induzierende*, die in solcher Weise hervorgerufene Geschmacksempfindung die *induzierte*.

Diese Geschmacksinduktion kann man auch unter dem allgemeinen Begriff des Kontrasts zusammenfassen. Von einem *Kontrastgeschmack* kann gesprochen werden, wenn durch Bepinselung eines Zungenanteils ein anderer derartig beeinflußt wird, daß der Geschmack einer dort dargebotenen Substanz *verändert* erscheint. Dabei kann die Darbietung auf der *anderen Zungenseite gleichzeitig* oder etwas später erfolgen. Die Wirkung wird die gleiche bleiben. Nur spricht man zweckmäßig, genau so wie in der physiologischen Optik, im ersten Falle von einem *Simultan-*, im zweiten von einem *Sukzessivkontrast*.

Wie Kiesow[1]) beschrieben hat, können Kontrasterscheinungen in zweierlei Weise hervorgerufen werden: a) dadurch, daß ein an einer Stelle gereichter *unterschwelliger Reiz* durch Vermittlung eines an einer anderen Stelle gleichzeitig oder später dargebotenen *überschwelligen Reizes* zur Wahrnehmung gelangt; b) dadurch, daß ein an einer Stelle gereichter bereits *überschwelliger Reiz* durch einen an einer anderen Stelle gleichzeitig oder später gebotenen in seiner Intensität merklich *verstärkt* wird.

Zu der zweiten Form von Simultan-Kontrasterscheinungen, daß also ein bereits überschwelliger Reiz eine besonders lebhafte Empfindung hervorruft, läßt sich auch eine interessante Beobachtung von Zuntz[2]) rechnen. Sie besteht darin, daß eine 0,017 m Kochsalzlösung, die nicht mehr sicher von reinem Wasser unterschieden werden kann, den süßen Geschmack des Rohrzuckers in 0,35 m Lösung deutlich süßer macht. Ähnliche Beobachtungen sind im täglichen Leben an *Süßspeisen* zu machen, deren Geschmack durch Zugabe geringer Mengen von *Kochsalz wesentlich gehoben* wird. Auch Chinin in kaum schmeckbarer Menge wirkt so. Bemerkenswert ist, daß zwischen zwei Qualitäten in bezug auf die Hervorrufung des Kontrastes keine strenge Reziprozität besteht. Dies besagt, daß z. B. salzig ein süß deutlicher hebt, als umgekehrt süß die Qualität salzig.

---

[1]) Kiesow: Zitiert auf S. 372.

[2]) Zuntz, N.: Beiträge zur Physiologie des Geschmacks. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1892, S. 536.

Für den Erfolg scheint es *gleichgültig* zu sein, welche *Zungenstellen* beim Versuch benutzt werden und in welcher Weise sie kombiniert werden.

Die Qualität bitter ließ sich in den ursprünglichen Versuchen von Kiesow durch Kontrast nicht beeinflussen. Das unterschwellige Chininsulfat wurde nämlich weder durch induzierendes Kochsalz noch durch Zucker oder Säure in der Qualität bitter über die Schwelle gehoben, sondern in der von süß. Bei Vertauschung der beiden Reize war jedoch eine Kontrastwirkung da. Später fand jedoch Kiesow genau so wie Henning[1]) auch eine deutliche Hebung eines unterschwelligen Bitterreizes durch die anderen kontrastinduzierenden Qualitäten. Daß es sich beim *Kontrast* um *zentrale, nicht* um *periphere Vorgänge* handelt, geht ohne weiteres daraus hervor, daß die beiden Stellen des peripheren Geschmacksfeldes untereinander nur durch *Nerven* und das *Zentralorgan*, zu dem sie hinziehen, in Verbindung stehen.

4. Unterdrückungserscheinungen im Gebiete des Geschmackssinnes.

Hier ist noch einiger Erscheinungen zu gedenken, die genau so wie der Kontrast, auf den *zentralen Zusammenschluß* der einzelnen Anteile der peripheren Sinnesfläche einiges Licht werfen.

Es hat sich nämlich gezeigt, daß die Erfolge, die bei Inanspruchnahme verschiedener Zungenstellen für sich allein auftreten, in eigenartiger Weise verändert werden, wenn die gleichen Zungenpartien in derselben Weise wie früher, nun aber *gleichzeitig* und *gemeinsam* gereizt werden[2]). Dies hat sich in besonders deutlicher Weise gezeigt, wenn man auf dem einen Zungenanteil einen *starken*, auf einem anderen einen relativ *schwachen* Reiz darbietet, der aber für sich allein genommen noch sehr sicher wahrgenommen wird, und in seiner Konzentration ein Vielfaches der normalen Schwelle dieser Zungenpartie darstellt. Es gelangen unter diesen Bedingungen eigenartige *Unterdrückungserscheinungen* zur Beobachtung. Diese äußern sich darin, daß der schwächere Reiz bei Gegenwart des stärkeren nicht wahrgenommen wird. Dies Verhalten entspricht beim Gesichtssinn z. B. dem Lesen mit einem Auge, wobei das zweite dunkle Gesichtsfeld bekanntlich nicht weiter stört und zumeist völlig vernachlässigt wird.

Die *Unterdrückungserscheinungen* sind beim *Geschmack* großen *individuellen Schwankungen* unterworfen. Es zeigt sich auch bei dieser Gelegenheit wieder, wie dieser Sinn bei *jedem einzelnen Individuum verschieden arbeitet.* Wird z. B. bei *stark vertretenem* Salzig für Vp. 4 vorwiegend das Bitter und Süß unterdrückt, so ist es für drei weitere Vpn. vor allem das Sauer. Bei *starkem Sauerreiz* wird wieder besonders das Salzig beeinflußt, seltener das Süß. Dieses Ergebnis steht in guter Übereinstimmung mit dem Befunde, daß die Unterscheidung von salzig und sauer häufig große Schwierigkeiten verursacht und macht den ländlichen Sprachgebrauch verständlich, bei dem diese beiden Qualitäten zumeist verwechselt werden. Bei *starkem Bitterreiz* kommt es häufig zur Unterdrückung von *sauer*, seltener von *salzig*. Interessant ist, daß neben einem starken *Süßreiz* alle schwach vertretenen Qualitäten ausnahmslos von allen Vpn. mit Sicherheit erkannt werden.

Die Erscheinungen der Unterdrückung sind nicht nur physiologisch, sondern auch *anatomisch* von Interesse. Wird doch beim *Gesichtssinn* Wettstreit sowohl wie Unterdrückung auf die *Nachbarschaft* der *zentralen Projektionen* peripherer Felder zurückgeführt, die durch die *teilweise Kreuzung* der *Sehnervenfasern* im

[1]) Henning, H.: Psychologische Studien am Geschmackssinn. In Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmethoden Bd. VI, A, S. 627. 1922.

[2]) Skramlik, E. v.: Zitiert auf S. 310.

Chiasma bedingt ist. Es ist nun zweifellos statthaft, aus der gleichartigen Funktion einen Schluß auf eine gleichartige anatomische Grundlage zu ziehen. Dann aber haben wir in den Erscheinungen der Unterdrückung beim Geschmackssinn einen Hinweis zu erblicken, daß die *Fasern*, die von den beiden Hälften des peripheren Sinnesfeldes zu den zentralen Anteilen hinziehen, an einer Stelle *teilweise gekreuzt* sind, oder aber, noch schärfer ausgedrückt, daß jeder Teil des peripheren Sinnesfeldes im Zentrum zu beiden Seiten, d. h. *doppelt repräsentiert* ist. Bei dem Mangel an gesicherten Tatsachen auf diesem schwierigen anatomischen Gebiet ist diese Feststellung von Bedeutung.

In den Unterdrückungserscheinungen, die auf Feldern der gleichen Zungenseite zur Beobachtung gelangen, *könnte* es sich ebenfalls um einen *Wettstreit* handeln. Die anatomische Grundlage für diese Erscheinung wäre dann darin gegeben, daß die zu einer Zungenseite hinziehenden Äste des Lingualis und Glossopharyngeus, die den vorderen bzw. hinteren Anteil versorgen, nicht streng auf einen bestimmten Bezirk beschränkt bleiben, vielmehr wechselseitig auf den benachbarten übergreifen, wie Zander[1]) durch sorgfältige Präparation der Zungennerven nachgewiesen hat. Danach *scheint* es, als ob von gewissen Zungenteilen sich sensorische Nerven nicht nur auf denselben Bahnen nach der gleichen bzw. gekreuzten Seite des Zentrums ziehen, sondern auch auf *zwei Wegen*, die sich erst in den Ganglienzellen der zentralen Repräsentation des Geschmackes begegnen. Zur Erklärung dieser Unterdrückungserscheinungen müßte dann angenommen werden, daß auch die zentralen Projektionen der gleichen Seite benachbart sind.

IX. Die Leistungen der einzelnen Anteile des peripheren Sinnesfeldes.

Bisher wurde der Empfindungserfolg beschrieben, wenn man Lösungen, die einen Geschmack aufweisen, auf das *gesamte*, auf *der Zunge befindliche Sinnesfeld* aufbringt. Als eine weitere Aufgabe ergibt sich die Bearbeitung der Frage nach den *Leistungen* der *einzelnen Anteile* der *peripheren Geschmacksfläche*, sowie weiter die nach dem sinnesphysiologischen Verhalten der in einer einzelnen Papille zu einer Einheit funktioneller Art zusammengeschlossenen Geschmacksknospen. Hier ist vor allem die wichtige Tatsache hervorzuheben, daß die einzelnen Anteile der peripheren Sinnesfläche durchaus nicht *gleichartig* arbeiten.

In neuerer Zeit hat Hänig[2]) die Leistungsfähigkeit der einzelnen Zungenanteile mit großer Sorgfalt und sicherer Methodik geprüft und gefunden, daß die *Vertreter sämtlicher Geschmacksqualitäten* an allen Stellen des Sinnesfeldes wahrgenommen werden. Nur ist die Empfindlichkeit für die einzelnen Qualitäten an verschiedenen Zungenstellen verschieden. Für *süß* ist sie am größten an der *Zungenspitze*, für *sauer* auf den *Rändern*, für *salzig* an der *Spitze* und an den *Rändern*, für *bitter* am *Zungengrund*. Zugleich stellte sich heraus, daß die Empfindlichkeit an *symmetrisch gelegenen Zungenstellen* durchaus nicht die gleiche ist. Zu dem gleichen Ergebnis kam auch Haemelinck[3]). Die Abgrenzung der für einzelne Geschmacksqualitäten besonders empfindlichen Stellen, wie

[1]) Zander, R.: Über das Verbreitungsgebiet der Gefühls- und Geschmacksnerven in der Zungenschleimhaut. Anat. Anz. Bd. 14, S. 131. 1897.

[2]) Hänig, D. P.: Zur Psychophysik des Geschmackssinnes. Wundts philos. Studien Bd. 17, S. 576. 1902.

[3]) Haemelinck, M.: Sur l'asymmetrie gustative. Année psychol. Bd. 11, S. 117. 1905.

sie außer Hänig auch Schreiber[1]) und Shore[2]) vorgenommen haben, führte zu dem Ergebnis, daß der für *sauer unempfindliche* Teil am kleinsten, der für *bitter* unempfindliche Teil am *größten* ist. Indessen ist diese Abgrenzung, wie Nagel[3]) treffend bemerkt, als eine durchaus schematisierende aufzufassen. Entsprechend der individuellen Verteilung der Papillen werden bei jeder Person andere Verhältnisse angetroffen. Es ist nunmehr auf Grund dieser Feststellungen ohne weiteres verständlich, daß Körper, die einen *Mischgeschmack* besitzen, auf *verschiedenen Zungenstellen verschieden* schmecken. Fassen wir z. B. einen Stoff ins Auge, der einen Mischgeschmack aus bitter, sauer und süß darbietet, wobei alle Qualitäten annähernd in gleicher Intensität vertreten sind. Ein solcher Körper wird an der *Zungenspitze* vorwiegend süß, an den *Zungenrändern* vorwiegend sauer, am *Zungengrunde vorwiegend* bitter schmecken. Tatsächlich fehlt es nicht an Beispielen für ein solches Verhalten.

Sternberg[4]) hat über diese Frage umfassende Erfahrungen gesammelt, die zu dem Ergebnis führen, daß manche, aber durchaus nicht alle Substanzen, je nach der Zungenstelle verschiedenen Geschmack aufweisen. Diese örtlichen Unterschiede zeigen vor allem die anorganischen Salze, die einen Mischgeschmack besitzen.

Die Leistungsfähigkeit der Papillen im *Rachen*, auf der Epiglottis und im Kehlkopf ist wiederholt untersucht worden. Dabei hat sich vorerst nur ergeben, daß diese Gebilde auf die Vertreter aller Geschmacksqualitäten ansprechen[5]).

Es fragt sich nunmehr, was die *einzelne Papille* mit den in ihr enthaltenen Receptoren, den Geschmacksknospen, zu leisten vermag. Wir verdanken hier Oehrwall[6]) die *wichtige*, von anderen Autoren [Goldscheider und Schmidt[7]) sowie Kiesow[8])] bestätigte *Beobachtung*, daß die *einzelnen Zungenpapillen* sich gegenüber *verschiedenen Geschmacksarten verschieden* verhalten. Bemerkenswert ist, daß bei den meisten Versuchspersonen das Erkennen einer Qualität mittels einer Papille anfänglich mit großen Schwierigkeiten verbunden ist, auch wenn man stärkere Konzentrationen verwendet. Nach einiger Übung — meist schon in der zweiten Sitzung — wird man im Erkennen selbst bei einer derartig engbegrenzten Reizung *sehr sicher*. Süß und bitter werden sehr bald erkannt; schwierig fällt zumeist die Unterscheidung von sauer und salzig, die von manchen Vpn. sehr lange verwechselt werden.

Es hat sich auch herausgestellt, daß besonders bei älteren Personen von über 30 Jahren einzelne Papillen, die in der Gegend der Zungenmitte, etwa 3—4 cm von der Spitze entfernt stehen, überhaupt *kein Schmeckvermögen* besitzen. Man kommt hier selbst bei längerer Übung zu *keinem Erfolg*. Es wird wohl die feine Berührung der Haarpinsel wahrgenommen, aber kein Geschmack.

---

[1]) Schreiber: Etude sur le sens du goût. Rec. de mém. sur la philos. offert à Morochowetz en 1892. Moskau 1893.

[2]) Shore, L. E.: A contribution to our knowledge of taste sensations. Journ. of physiol. Bd. 13, S. 197. 1892.

[3]) Nagel, W. A.: Der Geschmackssinn, in Nagels Handb. d. Physiol. d. Menschen Bd. III, S. 522. Braunschweig 1905.

[4]) Sternberg, W.: Geschmack und Geruch. Berlin 1906.

[5]) S. die Zusammenstellung S. 313. Vor allem F. Kiesow u. R. Hahn: Über Geschmacksempfindungen im Kehlkopf. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 27, S. 90. 1902.

[6]) Oehrwall, H.: Untersuchungen über den Geschmackssinn. Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 2, S. 1. 1890.

[7]) Goldscheider, A. u. H. Schmidt: Bemerkungen über den Geschmackssinn. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 4, S. 10. 1890.

[8]) Kiesow, F.: Schmeckversuche an einzelnen Papillen. Wundts philos. Studien Bd. 14, S. 391. 1898.

Offenbar gehen also im Laufe der Entwicklung nicht nur ganze Papillen zugrunde, sondern auch Geschmacksknospen allein, während die Papillen noch stehenbleiben. Von 125 Papillen, die Oehrwall untersuchte, war bei 27 *keine Geschmacksempfindung auszulösen.* Von den übrigen 98 reagierten 91 auf Weinsäure, 79 auf Zucker, 71 auf Chinin. 12 reagierten *nur* auf Weinsäure, 3 nur auf Zucker, *keine nur* auf Chinin. Wegen Unsicherheit in den Urteilen hat Oehrwall die Werte für salzig ausgelassen. Kiesow[1]) fand, daß von 39 untersuchten Papillen 4 überhaupt nicht, 21 auf bitter, 31 auf salzig, 29 auf sauer, 31 auf süß reagierten, nur auf bitter oder süß sprach je einer an.

Aus diesen Untersuchungen geht unzweideutig hervor, daß die Papillen in *funktioneller Beziehung große Verschiedenheiten* zeigen. Oehrwalls Annahme gewinnt an Wahrscheinlichkeit, daß die einzelnen Geschmacksknospen eine spezifisch verschiedene Empfänglichkeit für Geschmacksreize haben. Man könnte die Verhältnisse einfach so formulieren, daß gewisse Geschmacksknospen nur auf bitter, andere nur auf salzig ansprechen usf. Freilich ist für die Deutung der Oehrwallschen Befunde vorauszusetzen, daß in den einzelnen Papillen zumeist verschieden funktionierende Knospen vorkommen und daß relativ selten einmal in einer Papille Knospen von der gleichen spezifischen Disposition vereinigt sind. Wenn auch Papillen angetroffen werden, die nur auf *eine Qualität* ansprechen, so muß man doch sagen, daß diese im Verhältnis zur Gesamtzahl doch relativ selten sind. Oehrwall fand unter den 125 untersuchten 15, Kiesow unter 39 bloß 3. Unzweifelhaft sprechen die meisten Papillen auf zwei und drei Qualitäten an. Die Zahl der Papillen, die auf vier Qualitäten ansprechen, ist wieder geringer [Kiesow und v. Skramlik[2])].

Im Anschluß an die Feststellung, daß viele Papillen auf alle vier Qualitäten ansprechen, erhebt sich die Frage, was sinnlich geschieht, wenn man auf einer Papille Mischungen von zwei Qualitäten aufpinselt. Bei solchen Untersuchungen, die Oehrwall, Goldscheider und Schmidt, sowie v. Skramlik angestellt haben, hat sich gezeigt, daß man nach einiger Übung die beiden Qualitäten erkennen und nebeneinander wahrnehmen kann, wobei je nach der Einstellung der Aufmerksamkeit bald der eine, bald der andere sinnliche Bestandteil in den Vordergrund tritt. Aus diesem Verhalten geht hervor, daß wir mit *Hilfe* einer *einzelnen Papille*, also einer umschriebenen Zahl von peripheren Sinneselementen *analysieren* können.

Weiter ist die Feststellung von Wichtigkeit, wie sich die Zusammenarbeit der Papillen gestaltet, insbesondere unter dem Gesichtspunkt der Abhängigkeit der Empfindungsstärke von der *Größe* der *gereizten Sinnesfläche.* Aus der täglichen Erfahrung geht schon hervor, daß der Geschmack einer Lösung, die man auf einen sehr kleinen Zungenanteil aufbringt, oft gerade nur wahrgenommen wird, während der Erfolg sehr viel deutlicher ist, wenn man die gleiche Lösung über eine größere Zungenfläche verbreitet. Dies geschieht ja ganz unwillkürlich beim Kosten eines Nahrungsmittels, das mit Hilfe von Zungenbewegungen von einer Seite der Mundhöhle zur anderen gewälzt und so allmählich mit allen Zungenanteilen in Berührung gebracht wird. Wissenschaftliche Untersuchungen sind über diesen Gegenstand nur wenige angestellt worden, doch ist es den meisten Autoren nicht entgangen, daß der *Geschmack* eines *Stoffes sehr viel schwerer* zu erfassen ist, wenn man ihn nur auf einen kleinen Anteil der Zungenfläche bringt, als wenn man ihn über die ganze Zunge verteilt.

---

[1]) Kiesow, F.: Zitiert auf S. 376.

[2]) Skramlik, E. v.: Die Lokalisation der Empfindungen bei den niederen Sinnen. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 56, S. 59. 1924.

Genauere Beobachtungen stammen von Camerer[1]), der sich die Aufgabe stellte, den Einfluß zu prüfen, welchen die *Größe* der *gereizten Zungenfläche* auf die *Intensität* des *Geschmacks* ausübt.

Dabei zeigt sich ganz unzweideutig, daß die *Stärke* der *Empfindung bei Anwendung der gleichen Konzentration* der *Größe der gereizten Fläche direkt proportional ist.*

Seit wir wissen, daß die Receptoren *diskret* und *nicht ganz gleichmäßig* über die Zunge verteilt sind, ist es natürlich nicht einwandfrei, bei diesem Sinn von der *Größe* der *gereizen Zungenfläche* zu sprechen, und diese als Maß zu nehmen. Denn bei gleicher Feldgröße, z. B. 1 qcm, können die Empfindungen ganz ungleiche sein, wenn sich auf der einen 20, auf der anderen aber nur 9 gleichartig arbeitende Receptoren befinden. Deshalb müssen die Versuche unbedingt unter Berücksichtigung der Zahl der Empfangsapparate angestellt werden. Dies kann so geschehen, daß man die gleiche Lösung auf 1 oder 2 oder mehrere Papillen aufbringt (Camerer).

Man kann bei diesen Versuchen aber auch so vorgehen [v. Skramlik[2])], daß man die *gleiche Konzentration* einer *Schmecklösung* einmal auf *eine* und das andere Mal auf *zwei Papillen* aufpinselt, wobei zum Vexieren destilliertes Wasser genommen wird. Bringt man die gleiche schmeckbare Lösung auf zwei Papillen, so ist der *Empfindungserfolg* ein *wesentlich stärkerer,* als wenn man sie nur auf eines aufpinselt. Es handelt sich hierbei einfach um eine Summation der *Wirkung,* die durch die Reizung von mehreren Sinneselementen bedingt ist.

Diese Erscheinungen lehren unzweideutig, daß die Stärke des *Empfindungserfolges* beim Geschmack wie bei anderen Sinnen (*Gesicht, Getast* und *Temperatursinn*) unter sonst gleichen Bedingungen von der Größe der *gereizten Sinnesfläche* abhängt. Diese ist wegen der diskreten und örtlich ganz ungleichartigen Verteilung der Empfangsapparate beim Geschmackssinn durchaus nicht identisch mit der auf der Zunge gemessenen Fläche. Um Mißverständnissen vorzubeugen, empfiehlt es sich, zu sagen, daß die Intensität der Empfindung der Zahl der *gereizten Sinneselemente* direkt proportional ist. Da sich die Zahl der wirklichen Empfänger, der Geschmacksknospen unserer Beurteilung entzieht, so muß an ihrer Stelle die *Zahl* der *Papillen* eingesetzt werden.

Die Abhängigkeit der Empfindungsstärke von der Zahl der gereizten Elemente bildet die *Grundlage* für die *ungleiche Empfindlichkeit* der einzelnen Zungenanteile. Je mehr Sinneselemente sich auf einer bestimmten Stelle befinden, um so schwächer kann der Reiz gemacht werden, der noch zu einem Erfolg führt. Nehmen wir also an, daß auf dem einen, z. B. rechten Anteil, sich *hundert* gleichartig arbeitende Sinneselemente vorfinden, auf einem symmetrisch gelegenen aber nur *zwanzig,* so wird unter sonst gleichen Bedingungen (gleiche Konzentration der schmeckenden Lösung, gleiche Temperatur derselben) die *Empfindung rechts* viel *stärker* sein als wie *links.* Verwenden wir verschieden starke Reize, so wird bei entsprechender Abstufung ein objektiv wesentlich schwächerer Reiz *rechts* mit einem weitaus stärkeren links, subjektiv gleich stark erscheinen.

Es fragt sich nun, wie weit wir berechtigt sind, solche Unterschiede in der Zahl der gleichartig arbeitenden Sinneselemente an symmetrisch gelegenen Stellen der Zunge anzunehmen. Als Begründung kann die merkwürdige Erscheinung herangezogen werden, daß man bei Darbietung zweier ungleicher

[1]) Camerer, W.: Über die Abhängigkeit des Geschmackssinnes von der gereizten Stelle der Mundhöhle. Zeitschr. f. Biol. Bd. 6, S. 440. 1870.

[2]) Skramlik, E. v.: Zitiert auf S. 310.

Verdünnungen einer Schmecklösung auf zwei symmetrisch gelegenen Zungenstellen in der *einen Anordnung* die Unterschiede in der Konzentration zu erkennen vermag, in der anderen aber nicht[1]). Bringt man auf die *rechte Hälfte* des vorderen Zungenanteils eine konzentrierte, auf die linke eine verdünnte Lösung, so wird der Untersuchte imstande sein, objektiv richtig auszusagen, wo sich die stärkere und wo sich die schwächere befindet, da die Empfindungsstärken auf beiden Seiten verschieden sind. Bei der entgegengesetzten Anordnung ist dies aber nicht möglich, da die Intensität der beiden Empfindungen nunmehr ganz gleich ist. Ja es kann sogar geschehen, daß die objektiv stärkere Lösung subjektiv schwächer zu sein scheint.

Ganz extreme Fälle dieser Art sind bei der Qualität *salzig* gefunden worden. So kann von manchen Versuchspersonen die Lage einer 1,71 m und einer gleichzeitig gebotenen 0,15 m NaCl-Lösung ausnahmslos mit Sicherheit angegeben werden, wenn die erste Lösung auf dem *rechten*, die zweite auf dem *linken* Anteil der Zungenhälfte dargeboten wird, nicht aber umgekehrt. Dies Verhalten wird ohne weiteres verständlich, wenn man daran denkt, daß die Empfindlichkeit für bestimmte Qualitäten an *symmetrischen* Stellen nicht gleich groß ist. Überraschend ist nur, daß die Unterschiede derartig ausgeprägt und nicht bei jedem Individuum zu verzeichnen sind, sowie daß sie in diesem Ausmaß nur die Qualität *salzig* betreffen.

Man kann aber *ausnahmslos für* jede Vp. und für beliebige zwei Felder Konzentrationen der Geschmacksreize ermitteln, deren Unterscheidung in der einen Anordnung möglich, in der anderen ausgeschlossen ist.

Eine Gesetzmäßigkeit für diese geschmacklichen Rechts-Linksasymmetrien kann nur für jede Vp. *einzeln, nicht allgemein* angegeben werden und auch da auf zwei bestimmten Feldern nur für eine Qualität, weil sich bitter, salzig, sauer und süß in dieser Beziehung oft ganz verschieden verhalten. Es kommt nämlich häufig vor, daß bei einer Vp. z. B. für salzig die rechts dargebotene objektiv stärkere Konzentration auch subjektiv stärker empfunden wird, in der umgekehrten Anordnung nicht, daß aber für süß die links dargebotene objektiv stärkere Konzentration auch subjektiv stärker erscheint und nicht bei der seitenverkehrten Darbietung. Es braucht nicht eigens hervorgehoben zu werden, daß sich die verschiedenartigsten Konzentrationsunterschiede zur Hervorrufung dieser Asymmetrien eignen. Die funktionellen Asymmetrien gestatten das Urteil, daß sich auf der Zunge an *symmetrischen Stellen nicht die gleiche Anzahl gleichartig funktionierender Elemente* findet. Dieser Schluß darf allein aus der asymmetrischen Anordnung der Papillen auf der Zunge noch nicht gezogen werden. Diese könnten nämlich *trotz ungleicher Zahl* die *gleiche Menge von Geschmacksknospen* enthalten, die auf dieselbe Qualität ansprechen. Erst wenn die Zahl der Geschmacksknospen verschieden ist, gestalten sich die Empfindungsstärken bei gleichem objektivem Reiz ungleich, oder aber bei ungleichem Reiz gleichartig. Die berechtigte Annahme einer ungleichen Verteilung der Receptoren für die gleiche Qualität an symmetrischen Stellen ist durchaus mit dem Befunde von Oehrwall in Einklang zu bringen, daß nicht alle Papillen auf jede Reizqualität ansprechen, sondern sich vielfach solche finden, die nur auf eine Qualität reagieren.

Auf der *ungleichen Verteilung* der *Receptoren* für die *gleiche Geschmacksqualität* beruht letzten Endes auch die *ungleiche Empfindlichkeit* der *einzelnen Zungenanteile*.

---

[1]) Skramlik, E. v.: Zitiert auf S. 310.

X. Grenzen der Wahrnehmung und Unterscheidung.

Genau so wie bei den anderen Sinneswerkzeugen, so gibt es auch beim Geschmack gewisse Grenzen für seine Leistungsfähigkeit. Diese können durch Prüfung seiner *Empfindlichkeit* bestimmt werden.

Die Messung der *Empfindlichkeit* des Geschmacksorgans gegenüber seinen adäquaten Reizen kann in der Weise erfolgen, daß man die *geringste Konzentration* eines Stoffes bestimmt, die gerade eine Empfindung auslöst. Wir können sie also wie bei anderen Sinnesorganen nach dem Prinzip der *Schwellenbestimmung* vornehmen. Man spricht von einem Schwellenwert, wenn die Beschaffenheit eines Reizes eine bestimmte Grenze überschreiten muß, um einen gewissen psychischen Erfolg hervorzurufen, während unterhalb jener Grenze überhaupt keine Empfindung ausgelöst wird. Man kann von *einfachen Schwellen* reden, wenn es sich nur um *einen Reiz* handelt, von *Unterschiedschwellen*, wenn dem Sinnesorgan *zwei Reize* dargeboten werden, wobei es fürs erste völlig gleichgültig ist, ob die beiden Reize *gleichzeitig* oder *nacheinander* gegeben werden. Im ersten Falle hat man bloß darauf zu achten, bei welcher Reizstärke überhaupt eine Empfindung auftritt, im zweiten Fall soll geprüft werden, wie groß der objektive Unterschied der Reize gemacht werden muß, damit eine Erkennung derselben als verschieden möglich ist.

In beiden Fällen muß übereinstimmend noch eine weitere Unterscheidung gemacht werden. Läßt man z. B. Geschmacksstoffe in sehr geringer Konzentration auf die Zunge einwirken, so findet man meist einen Stärkegrad, unterhalb dessen sie überhaupt nicht geschmeckt werden. Dieser soll als *genereller Schwellenwert* bezeichnet werden. Man kann nun durch Steigerung dieser Konzentration diejenige Stufe bestimmen, bei der eine *bestimmte Geschmacksqualität* auftritt und spricht dann von einer *spezifischen Schwelle*.

So schmecken, wie bereits hervorgehoben, fast alle Salze in geringster Konzentration schwach süß; erhöhen wir diese, so resultiert allmählich die Empfindung *salzig*. Es fallen also unter bestimmten Umständen *generelle* und *spezifische Schwelle auseinander*. Hervorzuheben ist, daß man eine Unterscheidung zwischen genereller und spezifischer Schwelle nicht nur bei den einfachen, sondern auch den Unterschiedsschwellen machen kann.

1. Einfache Schwellen.

Bei der Bestimmung der Empfindlichkeit des Geschmacksorgans kann man in sehr verschiedener Weise vorgehen. Es läßt sich untersuchen, wie sich das *ganze* in der Mundhöhle, vor allem auf der Zunge *befindliche Organ* verhält, es läßt sich natürlich auch prüfen, wie sich dessen einzelne Anteile, z. B. die Zungenspitze oder der Zungengrund, verhalten. Man kann endlich noch weitergehen und die Empfindlichkeit *einzelner Papillen* untersuchen. In diesen Fällen wurde von Zwaardemaker von *integrierenden* und *lokalisierenden* Methoden gesprochen, und man versteht unter der ersteren die Prüfung des *gesamten Geschmackswerkzeuges*, soweit es bei seiner diskreten Ausbreitung zugänglich ist, unter der letzteren die Prüfung *seiner einzelnen Anteile*.

A. Einfache Schwellen für das in der Mundhöhle befindliche Geschmacksorgan.

Vorhin war bereits von *generellen* und *spezifischen Schwellen* die Rede. Genau so wie beim *Geruch*, muß auch beim *Geschmack* infolge der eigenartigen Wirkungsweise der schmeckenden Stoffe streng darauf geachtet werden, daß die Reizschwellen für den *Geschmack* bestimmt werden und nicht die für *andere Sinneswerkzeuge*. Gelegentlich sind diese gleich hoch, man kann aber

auch oft ein Auseinanderfallen feststellen und dieses messend festhalten. So bestimmte HALLENBERG[1]) bei einigen Alkoholen die Schwelle für Geruch, Geschmack und ein Brennen nach Einnahme von 10 ccm verschieden starker Lösungen in den Mund (s. Tabelle 17).

Tabelle 17. Schwellenwerte für Geruch (1. Minimum), Geschmack (2. Minimum) und Brennen (3. Minimum). Nach B. HALLENBERG.

Substanz	M.G.	1. Minimum	2. Minimum	3. Minimum
Methylalkohol	32,0	0,025 m	1,62 m	2,87 m
Äthylalkohol	46,1	0,0016 „	0,45 „	0,86 „
Propylalkohol	60,1	0,0004 „	0,16 „	—
Butylalkohol	74,1	0,00004 „	0,07 „	—

M.G. bedeutet Molekulargewicht.

Dabei stellte sich heraus, daß die Schwelle für den *Geruch am tiefsten* liegt; d. h. man kann nur bei geöffneter Nase entscheiden, ob die Lösung, die man in den Mund genommen hat, destilliertes Wasser ist oder nicht. Dies ist z. B. bei Methylalkohol in einer 0,025-m-Lösung der Fall. Öffnet man die Nase, so erkennt man sofort am Geruch, daß es sich *nicht um destilliertes Wasser* handelt. Bei den niedrigen Konzentrationen ist die Schwelle für den Geschmack noch lange nicht erreicht. Diese liegt erheblich höher. So ist sie für Methylalkohol etwa 65 mal, für Butylalkohol sogar nahezu 1800 mal höher. Der Unterschied zwischen den Schwellen dieser Substanzen für den Geschmacks- und Schmerzsinn ist dagegen kein sehr großer mehr.

Die Unterschiede zwischen den einzelnen Schwellen machen sich nun aber auch bei *Stoffen* bemerkbar, die, wenigstens in niedrigeren Konzentrationen, *nur* auf den *Geschmackssinn* einwirken. Dies besagt, daß meist als erstes eine unbestimmte Empfindung auftritt, die die Geschmacksqualität nicht erkennen läßt. Man kann aber schon sehr wohl sagen, daß es sich nicht um reines Wasser handelt, das man zur Prüfung erhalten hat. Erst bei weiterer Verstärkung der Konzentration wird die Qualität erkannt. Man hat dann von Wahrnehmungs- und Erkennungsschwellen gesprochen. Besonders eigenartig liegen die Verhältnisse bei den Salzen, als Körpern mit einem Mischgeschmack.

Tabelle 18.
Die einzelnen Geschmacksschwellen bei anorganischen Salzen. Nach RENQVIST.

Molare Konzentration	NaBr	KBr	LiBr	NHBr
0,01	süß, schwach	süß, deutlich	süß, schwach	süß, ein wenig bitterlich
0,02	süß-salzig	süß-bitterlich	„ „	bitter
0,03	salzig	„	süß-salzig?	bitter, salziger Beigeschmack
0,04	„	bitter-salzig	salzig-süß	bitter, salziger Beigeschmack
0,05	„	„	salzig, die Süßigkeit schwach	bitter, salziger Beigeschmack
0,1	„	„	salzig, die Süßigkeit schwach	
0,2	„	salzig, rein	salzig	salzig
0,3	„	„ „	„	„

[1]) HALLENBERG, B.: Beiträge zur Kenntnis der alkoholischen Getränke. I. Untersuchungen über die Geschmacks- und Geruchsschwelle einiger einatomiger Alkohole. Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 31, S. 75. 1914.

Tabelle 19. Schwellenwerte für bitter schmeckende Stoffe.

Substanz	chem. Formel	M.G.	S.	ccm	Konzentration		absolute Menge in g	Beobachter
					molare Lösung	Normallösung		
Urea	$C{=}O(NH_2)_2$	60,1	s	5,0	0,116	0,116	0,035	Gley und Richet
Theobrominum	$C_7H_7N_4O_2$	180,2	s	6—8	0,000222	0,000222	0,000024 bis 0,000032	Gertz
Coffeinum	$C_8H_{10}N_4O_2$	194,1	s	6—8	0,0002	0,0002	0,000023 bis 0,000031	Gertz
Cocainum	$C_{17}H_{21}NO_4$	303,3	s	5	0,0005	0,0005	0,00075	Gley und Richet
Chininum	$C_{20}H_{24}N_2O_2$	324,22	s	5,0	0,0000104	0,0000208	0,00002	Gley und Richet
Chininum hydrochlor. .	$C_{20}H_{24}N_2O_2HCl(+2\,aq)$	360,67	s	10,0	0,000002 bis 0,00005	0,000004 bis 0,00010	0,00000075 bis 0,0000018	v. Skramlik
Strychninum	$C_{21}H_{22}N_2O_2$	334,3	s	5,0	0,0000023	0,0000023	0,000004	Gley und Richet

Tabelle 20. Schwellenwerte für salzig oder vorwiegend salzig schmeckende Stoffe.

Substanz	chem. Formel	M.G.	S.	ccm	Konzentration		absolute Menge in g	Beobachter
					molare Lösung	Normallösung		
Natrium chloratum . .	NaCl	58,5	s	1,5	0,080	0,080	0,0071	Valentin
			s	2,0	0,026	0,026	0,003	Hoeber und Kiesow
			s	10,0	0,010—0,085	0,010—0,085	0,0058—0,049	v. Skramlik
Natrium bromatum . .	NaBr (+ 2 aq)	103,0	s	2,0	0,022—0,037	0,022—0,037	0,0045—0,0076	Hoeber und Kiesow
Natrium jodatum . . .	NaJ + 2 aq	186,0	s	2,0	0,022—0,034	0,022—0,034	0,0066—0,01	Hoeber und Kiesow
Kalium sulfuricum . .	K_2SO_4	174,4	s	2,0	0,043	0,086	0,015	Hoeber und Kiesow
Ammonium chloratum .	NH_4Cl	53,5	s	2,0	0,009	0,009	0,001	Hoeber und Kiesow

Tabelle 21. Schwellenwerte für sauer schmeckende Stoffe.

Substanz	chem. Formel	M.G.	S.	ccm	Konzentration molare Lösung	Konzentration Normallösung	absolute Menge in g	Beobachter
Acidum hydrochlor. . .	HCl	35,6	s	10,0	0,001	0,001	0,00365	Heymans
Acidum hydrobromic. .	HBr	81,0	s	5,0	0,001	0,001	0,0005	Richards
Acidum nitricum . . .	HNO_3	63,1	s	5,0	0,001	0,001	0,00033	Richards
Acidum sulfuricum . .	H_2SO_4	98,1	s	5,0	0,0005	0,001	0,00025	Richards
Acidum aceticum . . .	$CH_3C\diagdown\!\!\diagup O\diagdown OH$	60,0	s	?	0,0011	0,0011	—	Paul und Bohnen

Tabelle 22. Schwellenwerte für süß schmeckende Stoffe.

Substanz	chem. Formel	M.G.	. .	ccm	Konzentration molare Lösung	Konzentration Normallösung	absolute Menge in g	Beobachter
Saccharum album . . .	$C_{12}H_{22}O_{11}$	342,2	s	10,0	0,017	0,017	0,058	Heymans v. Skramlik
Glucose	$C_6H_{12}O_6$	180,1	s	10,0	0,04—0,08	0,04—0,08	0,072- 0,144	
Krystallose (Heyden) .	$C_6H_4\diagdown\!\!\diagup CO\diagdown\!\!\diagup SO_2\diagdown NNa+2aq$	241,1	s	20,0	0,000023	0,000023	0,00011	Lemberger
Beryllium sulfuricum .	$BeSO_4(+4\,aq)$	105,1	s	2,0	0,00015	0,0003	0,000032	Hoeber und Kiesow

In den niedrigsten Konzentrationen schmecken diese gar nicht salzig, sondern zumeist schwach süß, bis sich bei weiterer Steigerung des Gehaltes allmählich auch ein Salzig bemerkbar macht. Gayda[1]) hat dies schon bei einigen Mineralsalzen beobachtet, Renqvist[2]) später sogar quantitativ verfolgt (siehe Tabelle 18), man ersieht daraus, von welcher Wichtigkeit es ist, die einzelnen Schwellen scharf voneinander zu trennen.

Soweit sich aus den Abhandlungen der Verfasser entnehmen ließ, habe ich den folgenden Tabellen 19—22 mit Geschmacksschwellen für Stoffe, die bitter, salzig, süß und sauer schmecken, die Art der Schwelle ausdrücklich bezeichnet. In der 1. Spalte ist die Substanz angegeben, in der 2. deren chemische Formel, in der 3. das Molekulargewicht (M.G.), in der 4. die Art der Schwelle, ob generell (g) oder spezifisch (s), in der 5. die Menge der in den Mund eingeführten Flüssigkeit, in der 6. die Konzentration als Molar-, in der 7. die Konzentration als Normallösung gerechnet, in der 8. steht die absolute Menge der Substanz in Gramm, in der 9. der Name des Beobachters. Enthält ein Körper Krystallwasser, so

[1]) Gayda, T.: Sul rapporto fra proprietà chimicofisiche dei sali e soglia di sensazione per il loro sapore. Arch. di fisiol. Bd. 10, S. 175. 1912.

[2]) Renqvist, J.: Über den Geschmack. Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 38, S. 97. 1919.

ist dies in der 2. Spalte vermerkt, ich betone aber, daß die Angabe der absoluten Menge in Gramm stets auf das wasserfreie Molekül bezogen ist. Durch diese Zahl ist natürlich nicht ausgedrückt, welche Menge die *Erregung* des *Geschmackswerkzeuges* herbeigeführt hat, denn von dieser dringt ja wahrscheinlich nur ein kleiner Teil in die Papillen und Geschmackspori ein. Die wirkliche Menge des Geschmacksstoffes, welche zur Erregung notwendig ist, bleibt gänzlich unbekannt.

Für die Schwellenwerte der Salze wurden mancherlei „Gesetzmäßigkeiten" aufgestellt. So haben vor allem Gley und Richet gefunden, daß die Lösungen, welche die Schwellenwerte für die Halogensalze der Alkalien darstellen, annähernd äquimolekular sind (s. Tabelle 23).

Tabelle 23.

Salz	Molekulargew.	Schwellenwert	Salz	Molekulargew.	Schwellenwert
NaCl	58,5	0,00736 m	LiCl	42,4	0,00856 m
NaBr	103,0	0,00563 „	LiBr	87	0,00786 „
NaJ	186,0	0,00434 „	LiJ	181,9	0,00715 „
KCl	74,6	0,00767 „	RbCl	129,9	0,00596 „
KBr	119,1	0,00767 „	RbBr	165,4	0,00596 „
KJ	166,0	0,0064 „	BlJ	212,3	0,00596 „

Indessen wäre es verfehlt, diese Ergebnisse zu verallgemeinern. Gayda[1]) hat schon darauf hingewiesen, daß die Schwellenkonzentrationen weder bei diesen Salzen noch bei anderen äquimolekular sind. Dies lehrt die beigefügte Tabelle 24.

Tabelle 24.

Metall	Atomgewicht	Schwellenwert	Metall	Atomgewicht	Schwellenwert
Na	23,05	0,0157 m	Zn	65,4	0,000400 m
K	39,15	0,00322 „	Pb	206,9	0,0000583 „
Cu	63,6	0,000133 „	Mn	55,0	0,00123 „
Ag	107,93	0,000160 „	Fe	55,9	0,000667 „
Mg	24,36	0,00426 „			

Über die Abhängigkeit der *Größe der Reizschwelle* von verschiedenartigen Bedingungen bestehen zahlreiche Untersuchungen. In erster Linie ist geprüft worden, ob sich die *beiden Geschlechter* merklich verschieden verhalten. Im allgemeinen besteht ein *solcher Unterschied sicher nicht*. Wenn gewisse Differenzen gefunden wurden, so ist vor allem zu beachten, daß bei allen solchen Untersuchungen die Übung der Versuchspersonen in sinnesphysiologischen Experimenten ganz ausschlaggebend ist. Die Prüfung von 10 Leuten, die *geübte Beobachter* sind, führt zu sehr viel wertvolleren Ergebnissen als die Untersuchung einer großen Anzahl von Menschen, die zum erstenmal an solchen Sitzungen teilnehmen.

In den Experimenten von Bailey und Nichols[2]) verhielten sich die männlichen und weiblichen Studentinnen in bezug auf die Größe der Reizschwellen nicht wesentlich verschieden. Ottolenghi[3]) stellte ein feineres Unterscheidungsvermögen der Frauen für die Qualitäten Bitter, Salzig und Süß fest und glaubt, daß daran der große Tabakgenuß der Männer Schuld trägt, der die Geschmacks-

[1]) Gayda: Zitiert auf S. 383.

[2]) Bailey, E. A. S. u. E. L. Nichols: The delicacy of the sense of taste. Nature Bd. 37, S. 557. 1887; Science Bd. 11, S. 145. 1888, und The sense of taste.

[3]) Ottolenghi, S.: Il gusto nei criminali in rapporto coi normali. Arch. di psichiatr. Bd. 10, S. 332. 1889.

empfindlichkeit herabsetzt. Nach Roncoroni[1]) übertreffen die Männer die Frauen in den Schwellenwerten für den bitteren und salzigen Geschmack, während die Frauen auf die Qualität Süß leichter ansprechen. Etwas anders urteilt Lombroso[2]), der wohl ebenfalls bei den Männern geringere Schwellenwerte für bitter fand, dagegen bei den Frauen geringere Werte für salzig und süß. In Dehns[3]) Versuchen waren die Schwellenwerte für die vier Geschmacksqualitäten bei Frauen durchwegs geringer als bei Männern. Das gleiche fand auch Thompson[4]), in dessen Versuchsreihen sich die Frauen am meisten in bezug auf die Wahrnehmung von bitter, weniger für sauer, salzig und süß überlegener zeigten. In den Experimenten von Vaschide[5]) erwiesen sich hingegen die *Männer empfindlicher* als die *Frauen*. Nach di Mattei[6]), dessen Untersuchungen später von Lipman[7]) bestätigt wurden, zeigten sich Knaben in bezug auf die Qualität Bitter empfindlicher als Mädchen, während sich diese in bezug auf Süß überlegen erwiesen. Die Schwellenwerte für salzig lagen bei beiden Geschlechtern gleich hoch.

Überblickt man das vorliegende Material, so kann man sich nicht der Ansicht entziehen, daß für die Größe der Schwellenwerte das Geschlecht völlig gleichgültig ist. In allen Untersuchungen stecken sicher zahlreiche Beobachtungsfehler, die vor allem durch den *Mangel an Übung* und durch *Schwankungen der Aufmerksamkeit* bei wenig geübten Versuchspersonen bedingt sind. Nicht zuletzt mag auch an mancher der auffälligen gefundenen Unterschiede zwischen den beiden Geschlechtern Schuld tragen, daß der physiologische Apparat ungleichartig arbeitet, was aber sicher nur mit dem Individuum, nicht mit dem Geschlecht zusammenhängt.

Einen gewissen Einfluß auf die Leistungsfähigkeit des Geschmacksapparates, soweit dieser an den Schwellenwerten gemessen werden kann, scheint das Alter auszuüben. So soll nach zahlreichen Untersuchungen der Geschmackssinn bei *Neugeborenen* und *Kindern* sehr fein entwickelt sein. Dies ist mit der Tatsache in Einklang zu bringen, daß das Geschmacksfeld noch sehr viel mehr Geschmacksknospen enthält als beim Erwachsenen, wie die Untersuchungen von Kiesow[8]) und Ponzo[9]) gelehrt haben. Im *Alter* scheint wieder die Empfindlichkeit des Geschmackssinnes zuzunehmen. Becher[10]) spricht ausdrücklich von einer *Hypergeusia senilis*. Ob es sich wirklich um eine gesteigerte Leistungsfähigkeit des Geschmacksapparates handelt oder nur um die Befähigung, sich

[1]) Roncoroni, L.: Esame dell'odorato, del gusto e dell'udito in 15 donne e 20 uomini borghesi, senza precedenti criminali ne psichopatici. Confronto coi pazzi. Arch. ital. di psichol. Bd. 13, S. 108. 1892.

[2]) Lombroso, C.: La donna delinquente, la prostituta a la donna normale, Kap. 3. Turin u. Rom 1893.

[3]) Dehn, M.: Vergleichende Prüfung über den Haut- und Geschmackssinn bei Männern und Frauen verschiedener Stände. Inaug.-Dissert. Dorpat 1894.

[4]) Thompson, H. B.: Psychological norms in men and women. Univ. of Chicago contribution to philos. Bd. 4, S. 1. 1903. — Thompson, H. B.: Vergleichende Psychologie der Geschlechter. S. 512. Würzburg 1905.

[5]) Vaschide, N.: Mésure de la sensibilité gustative chez l'homme et chez la femme. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 39, S. 898. 1904.

[6]) di Mattei: La sensibilità nei fanciulli in rapporto al sesso ed all'età. Arch. di psichiatr. Bd. 22, S. 207. 1901.

[7]) Lipman, O.: Psychische Geschlechtsunterschiede. Beiheft 14 a. d. Zeitschr. f. angew. Psychol. Bd. 34. Leipzig 1917.

[8]) Kiesow, F.: Zitiert auf S. 313.

[9]) Ponzo, M.: Zitiert auf S. 312.

[10]) Becher, W.: Hypergeusia senilis. Monatsschr. f. Psychiatrie u. Neurol. Bd. 26, S. 531. 1909.

mit der Aufmerksamkeit entsprechend einzustellen, muß vorerst dahingestellt bleiben.

Über den Einfluß der Temperatur auf die Leistungen des Geschmackssinnes (gemessen vorzugsweise an den Schwellenwerten), sind wir durch eine Anzahl von Untersuchungen orientiert. Weber[1]) wiederholte 1847 einige Versuche von Luchtmann und gelangte zu der Feststellung, daß durch das Eintauchen der Zunge in warmes Wasser von einer Temperatur von 40—41° R oder in schmelzendes Eis während einer Minute, der *Süßgeschmack* für längere Zeit aufgehoben wird. Einige Jahre später beschäftigte sich Guyot[2]) mit derselben Frage und stellte die gleiche Erscheinung für die *Qualität Bitter* fest. 1896 nahm Kiesow[3]) dieses Problem von neuem auf und zog bei der Untersuchung Vertreter der vier Geschmacksqualitäten heran. Nach Behandlung der Zunge mit Eis oder Wasser von 50—51° ist der Geschmack für Bitter, Salzig und Süß vollkommen aufgehoben. Nur der saure Geschmack wird durch Wärme gar nicht, durch Kälte fast gar nicht beeinträchtigt. Bei dieser auf künstlichem Wege erzeugten Geschmacksstörung schmeckt *Natriumchlorid* anfänglich *sauer*, bis erst allmählich der salzige Geschmack zum Vorschein kommt.

Nach Beaunis[4]) erweist sich als der günstigste Temperaturbereich zur Wahrnehmung von Geschmäcken der zwischen 10 und 35° C, nach Béclard[5]) zwischen 20 und 35° C, nach Schreiber[6]) zwischen 30 und 40° C. Kiesow endlich hatte gefunden, daß sich ein Einfluß der Temperatur erst bemerkbar macht, wenn die Temperaturen der Schmecklösung 0° C unter- bzw. 50° C überschreiten. Dabei findet schon eine Einwirkung auf den Schmerzsinn statt. Innerhalb des Bereiches von 0—50° C ändert sich die *Schwelle* für Vertreter der vier Geschmacksqualitäten nicht. Das gleiche fand bei späteren Versuchen auch Chinaglia[7]).

Es zeigt sich aber dabei, daß durch eine länger dauernde Einwirkung tiefer und hoher Temperaturen unter 0 und über 45° C die *Schwellenwerte erheblich ansteigen*, und zwar um so mehr, je länger man diese Temperaturen wirken läßt.

Komuro[8]) hat unter verschiedenen Bedingungen — Besprengung der Zunge, Eintauchen derselben in Flüssigkeiten, Bepinseln bei mechanischer Reizung durch Prickeln mittels CO_2 — Geschmacksschwellenwerte für bitter, salzig, sauer und süß ermittelt. Dabei hat sich gezeigt, daß die Schwelle erniedrigt wird, wenn die Temperatur ansteigt, aber nur in einem Intervall von 20—30° C. Von da ab findet keine beträchtliche Schwellenveränderung statt. Vielfach ergibt sich sogar ein kleiner Anstieg der Schwelle zwischen 30 und 40° C. Aus diesen Versuchen kann man folgern, daß der Geschmackssinn keinen Temperaturkoeffizienten hat.

[1]) Weber, E. H.: Über den Einfluß der Erwärmung und Erkältung der Nerven auf ihr Leitungsvermögen. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1847, S. 342.

[2]) Guyot: Note sur l'anaesthésie du sens du goût. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 1856, p. 1143.

[3]) Kiesow, F.: Beiträge zur physiol. Psychologie des Geschmackssinnes. Wundts philos. Studien Bd. 12, S. 464. 1896.

[4]) Beaunis, H: Recherches expérimentales sur les conditions de l'activité cérébrale et sur la physiologie des Nerfs. Paris 1885.

[5]) Béclard: Traité élémentaire de physiologie humaine. Asselin Paris 1866.

[6]) Schreiber: Etude sur le seus du goût. Moscou 1893.

[7]) Chinaglia, L.: Ricerche intorno all'influenza esercitata della temperatura sulla sensibilità gustativa. Riv. di psich. Bd. 11, S. 196. 1916.

[8]) Komuro, K.: Le sens du goût a-t-il un coéfficient de température. Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 5, S. 572. 1921.

B. Einfache Schwellen für Teile des in der Mundhöhle befindlichen Geschmacksorgans.

Man kann, was vorhin schon angedeutet wurde, die Frage nach der Leistungsfähigkeit des Geschmackssinnes natürlich auch so stellen, daß man erfahren will, in welchem Maße seine einzelnen Anteile empfindlich sind. Bei solchen Untersuchungen muß natürlich die individuell verschiedene und an symmetrisch gelegenen Stellen ungleichartige Verteilung der Receptoren besonders berücksichtigt werden.

Im Versuche kann man so vorgehen, daß man einzelne Anteile, Gruppen von Papillen oder sogar einzelne Papillen, mit einer Schmecklösung betupft. Dies geschieht am besten mit Haarpinseln, die um so feiner gewählt werden müssen, einen je kleineren Raum die Gruppe von Papillen einnimmt. Bei Prüfung einzelner Papillen müssen die feinsten Pinsel verwendet werden, die man im Handel überhaupt bekommen kann. Man tränkt sie mit der Lösung des Schmeckstoffes, streift die überschüssige Flüssigkeitsmenge ab und betupft nun die Stelle, deren Empfindlichkeit geprüft werden soll.

Bei diesem Verfahren bleibt nur die Konzentration bekannt; die absolute auf das Geschmacksfeld aufgebrachte Menge läßt sich natürlich nicht bestimmen, da man ja niemals weiß, wieviel von der Lösung im Pinsel verbleibt.

Schwellenwertbestimmungen für die einzelnen Anteile des peripheren Sinnesfeldes verdanken wir Schreiber[1]), Kiesow[2]) und Haenig[3]). Es wurden Lösungen von Vertretern für bitter, salzig, sauer und süß aufgepinselt. Kiesow fand bei Aufbringen von je $^1/_2$ ccm Flüssigkeit die in Tabelle 25 verzeichneten Werte.

Tabelle 25. Schwellenwerte für die einzelnen Anteile des peripheren Geschmacksfeldes in molaren Lösungen. Nach Kiesow.

Reizort	Chinin. sulfuric.	NaCl	HCl	Sacch. alb.
Zungenspitze	0,00000039	0,043	0,0029	0,014
Rechter Zungenrand	0,00000027	0,041	0,002	0,022
Linker Zungenrand	0,00000028	0,043	0,0017	0,021
Basis	0,00000067	0,048	0,0045	0,023
Weicher Gaumen	0,000004	0,034	0,0041	0,044
Gaumenbogen rechts	0,0000048	0,102	0,0027	0,044
Gaumenbogen links	0,0000054	0,085	0,0036	0,058
Zäpfchen	0,0000054	0,153	0,0055	0,073
Rechte Zungenunterseite	0,000134	0,051	0,011	0,175
Linke Zungenunterseite	0,000134	0,051	0,0137	0,146

Camerer[4]) suchte die geringste Quantität zu ermitteln, welche mit Hilfe einer *einzigen* Papilla fungiformis erkannt wird. Es stellte sich heraus, daß man bereits mit sehr geringen absoluten Mengen einen Erfolg erzielen kann. Wie aus der beigefügten Tabelle 26 hervorgeht, werden bei Verwendung einer 5,4-m-Lösung, also einer absoluten Menge von 0,0000096 g und einem Flüssigkeitsvolumen von 0,0303 cmm, noch in 76% der Fälle richtige Urteile abgegeben. Das zum Vexieren verwendete Trinkwasser wurde stets richtig erkannt. Camerer

[1]) Schreiber: Zitiert auf S. 386.

[2]) Kiesow, F.: Beiträge zur physiol. Psychologie des Geschmackssinnes. Wundts philos. Studien Bd. 10, S. 329. 1894.

[3]) Haenig, D. P.: Zur Psychophysik des Geschmackssinnes. Wundts philos. Studien Bd. 17, S. 576. 1902.

[4]) Camerer, W.: Die Grenzen der Schmeckbarkeit von Chlornatrium in wässeriger Lösung. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 2, S. 322. 1869.

schätzt die Kochsalzmenge, die bei Darbietung auf einer Papille ausreicht, die Empfindung des Salzigen zu ermitteln, auf weniger als 0,0000024 g.

Tabelle 26.

NaCl-Lösung	Flüssigkeitsmenge	Absolute Menge in g	Prozentzahl der richtigen Urteile
5,4 m	0,00003 ccm	0,0000096	76
2,7 „	0,00003 „	0,0000048	72
1,8 „	0,00003 „	0,0000031	60
1,35 „	0,00003 „	0,0000024	8

C. Die Unterschiedsschwellen.

Über die Unterschiedsempfindlichkeit des Geschmackes liegen nur wenige Untersuchungen vor. Es machen sich nämlich Störungen eigener Art geltend, die nicht ohne weiteres zu überwinden sind.

Sie beruhen vor allem darauf, daß eine *gleichzeitige Vergleichung* nicht gut möglich ist, weil die einzelnen Anteile des peripheren Sinnesfeldes ganz ungleich arbeiten und auch — wenigstens meistens — viel zu unempfindlich sind. Man ist also darauf angewiesen, die beiden Reize nacheinander zu exponieren. Der Erregungszustand der Geschmacksknospen kann aber nicht sofort abklingen, aus dem einfachen Grunde, weil in den Zugängen zu den Sinneselementen immer etwas von dem Material haften bleibt und durch bloßes Nachspülen nicht ausnahmslos sofort zu entfernen ist. Leicht lösliche Körper, wie Säuren und süßschmeckende Stoffe, sind meist ohne besondere Schwierigkeit wegzubringen, schon darum, weil sie auch nicht so fest von den Eiweißkörpern der Geschmackszellen absorbiert werden, wie z. B. die Bitterstoffe. Weiter stören Nachgeschmäcke und Umstimmungserscheinungen, welche die neuauftretende Empfindung modifizieren. So kann man sich durch einen einfachen Versuch überzeugen, daß die gleich konzentrierte Lösung eines süß schmeckenden Körpers, in einem kurzen Intervall von weniger als 10 gereicht, nicht gleich süß erscheint, sondern die erstgereichte den Eindruck der größeren Süßigkeit erweckt. Von zwei objektiv gleich starken Reizen erscheint also bei *kurzem Intervall* der beiden Darbietungen der zweite als der schwächere. Erst wenn man das Intervall länger macht, hat man den Eindruck von gleich stark. In diesem Fall aber — bei Vergrößerung des Intervalls — muß das Erinnerungsbild ein sehr lebhaftes sein, wenn man die Eindrücke mit Erfolg vergleichen will. Es gehört also längere Einübung auf einem bestimmten Standard mit dazu. Freilich werden manche Versuchspersonen bei längerer und dauernd fortgesetzter Übung sehr sicher im Erkennen, so daß sie auch ohne Vergleich eine dargebotene Lösung in ihrer Konzentration beurteilen können.

Zu den bisher vorliegenden Untersuchungen ist zu bemerken, daß zwischen den einzelnen Autoren keine volle Übereinstimmung herrscht. Im allgemeinen wurde festgestellt, daß das Webersche Gesetz nur in beschränktem Maße gültig ist. Zu diesem Ergebnis gelangten Camerer[1]) für die Qualität Salzig, Fodor und Happisch[2]) ebenfalls für Salzig, Lemberger[3]) für Süß. Keppler[4]), der mit Vertretern aller Qualitäten experimentierte, schloß aus seinen Versuchen, daß das Webersche Gesetz für den Geschmack keine Gültigkeit hat. Bei diesen Untersuchungen hat sich nun gezeigt, daß die Unterschiedsschwelle für Bitter, Sauer und Süß bei zu- und abnehmender Reizstärke verschieden ist, und zwar ist die Schwelle bei abnehmender Reizstärke kleiner als die bei zunehmender. Für die Qualität Salzig, bei der sich Keppler dreier Intensitäten bediente,

[1]) Camerer: Zitiert auf S. 387.

[2]) Fodor, K. u. L. Happisch: Über die Verschiedenheit der Unterschiedsschwellen für den Geschmackssinn bei Reizzunahme und -abnahme. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 197, S. 337. 1922.

[3]) Lemberger, F.: Zitiert auf S. 354.

[4]) Keppler, F.: Das Unterscheidungsvermögen des Geschmackssinnes für Konzentrationsdifferenzen der schmeckbaren Körper. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 2, S. 449. 1869.

fand er bei der einen eine Umkehrung dieser Gesetzmäßigkeit, bei der anderen Gleichheit der Schwellen und bei der dritten das normale Verhalten. Fodor und Happisch fanden, daß bei der Qualität Salzig Reizzunahmen besser erkannt werden als Reizabnahmen. Sie stellten aber auch gleichzeitig fest, daß die Unterschiedsschwelle nicht nur eine Funktion der Reizintensität, sondern auch der Zeit zwischen den beiden Reizwirkungen ist. Denn es ändert sich das Urteil mit wechselndem Reizintervall, und zwar in dem Sinne, daß bei seiner Verlängerung Reizabnahmen immer schlechter erkannt werden. Der zweite schwächere Reiz erweckt bei langen Intervallen eine stärkere Empfindung. Die beiden Verfasser heben auch hervor, daß für den Geschmack das von Pütter[1]) aufgestellte Gesetz gilt, daß nämlich die Unterschiedsschwelle eine Exponentialfunktion der Reizintensität ist.

XI. Anomalien des Geschmackssinnes. Toxische Einflüsse.

Angeborene Störungen des Geschmackssinnes, vollkommenes Fehlen oder teilweiser Ausfall, wie sie vom Gesichtssinn her als totale oder partielle Farbenblindheit bekannt sind, wurden bisher nicht beobachtet. Eine unscharfe Trennung der Qualitäten Salzig und Sauer, wie sie bei zahlreichen Leuten vorkommt, beruht zumeist auf einem ungenauen Auseinanderhalten der Begriffe. Bei Anwendung großflächiger Reize lernen die Betreffenden sehr rasch, die beiden Qualitäten zu unterscheiden, wenn sie entsprechend belehrt werden. Bei kleinflächigen Reizen — Darbietung der schmeckenden Lösung auf einer einzelnen Papille — kommen selbst bei Geübten zwischen salzig und sauer leicht Verwechslungen vor. Es läßt sich unter diesen Umständen nicht leugnen, daß beide Qualitäten eine gewisse Ähnlichkeit untereinander haben.

Unter *pathologischen* Bedingungen kommen Fehlen des Geschmackssinnes (Ageusie) und Störungen nicht selten vor. Es kann sich dabei um zentrale oder periphere Erkrankungen handeln, die das ganze Geschmacksfeld, aber auch nur einzelne Teile desselben, betreffen. Halbseitige Störungen sind sehr häufig; man beobachtet sie bei Facialislähmungen, z. B. im Anschluß an Mittelohrentzündungen. Dabei kann auch vorkommen, daß durch die Lähmung die einzelnen Qualitäten in ungleichem Maße betroffen werden.

Als *Parageusien* sind Störungen des Geschmacks zu verstehen, bei denen die Geschmacksempfindungen nicht der Qualität des dargebotenen Reizes entsprechen. Sie treten besonders häufig bei zentralen Erkrankungen auf und bilden vielfach die ersten Symptome einer nachfolgenden vollständigen Geschmackslähmung. Nagel[2]) erwähnt einen Fall, bei dem der einseitigen Geschmackslähmung ein Zustand vorausging, in dem auf der kranken Seite alles salzig schmeckte.

Unter Geschmacksillusionen sollen Erlebnisse verstanden werden, bei denen (bei sonst unveränderter Funktion des Geschmackssinnes) objektive Reize anders bewertet werden als in der Norm. Sie treten bei Geisteskranken auf, sind aber besonders auffallend in hypnotischen und hysterischen Zuständen, wo sie auch in einem gewissen Grade leichter zu studieren sind.

Geschmackshalluzinationen als Erlebnisse ohne jeglichen objektiven Reiz können bei Leuten mit lebhafter Phantasie leicht vorkommen. Interessant ist der Fall von Flaubert, der Arsenikgeschmack im Munde zu haben glaubte, als er die Vergiftungsszene der Madame Bovary schrieb.

---

[1]) Pütter, A.: Studien zur Theorie der Reizvorgänge. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 171, S. 101. 1918.

[2]) Nagel, W.: Handb. d. Physiol. Bd. III, S. 621. Braunschweig: Vieweg 1905.

Durch manche Substanzen läßt sich das System der Geschmacksempfindungen reduzieren, so zwar, daß eine oder mehrere oder auch sämtliche Qualitäten aufgehoben werden. *Cocain* beeinflußt in 2 proz. Lösung vor allem die Bitterempfindung; in stärkerer Konzentration oder bei wiederholtem Bepinseln verschwinden aber auch alle anderen Qualitäten. Der Wiederherstellung des normalen Geschmackes geht nach Ferrari[1]) eine kurzdauernde Überempfindlichkeit für bitter voraus. Wiederholungen dieses Versuches haben gelehrt, daß die Überempfindlichkeit nur bei Bitter und Süß nachzuweisen ist, nicht aber bei Salzig.

Eucain B hebt den Bittergeschmack auf; die übrigen Qualitäten werden nur in geringem Maße beeinflußt. Auch bei Verwendung dieser Substanz soll der Wiederkehr des normalen Geschmackes eine Überempfindlichkeit vorausgehen.

Alipin hebt in 5—10 proz. Lösung den Bittergeschmack auf und schwächt die Süßwirkung.

Stovain, das bitter schmeckende Chlorhydrat des Amylens, hebt nach Ponzo[2]) in 5 proz. Lösung den Geschmack für salzig und bitter auf, beeinflußt hingegen sauer nur wenig und in noch geringerem Grade süß. Der Wiederkehr des normalen Geschmackes geht eine Hypergeusie für salzig voran.

Viel untersucht wurde der Einfluß der *Gymnema*säure auf den Geschmack. Diese Substanz (von der Formel $C_{32}H_{55}O_{12}$) wurde von Hooper isoliert; sie ist ein grünlich-gelbes Pulver, das sich in Wasser wenig, dagegen leicht in Alkohol löst. Die Gymnemasäure ist zu etwa 6% in den Blättern des Schlinggewächses Gymnema silvestre, einer in Indien wachsenden Asklepiadee enthalten. Kaut man deren Blätter, so wird, wie Edgeworth[3]) fand und Hooper[4]) zuerst genauer feststellte, der bittere und süße Geschmack völlig aufgehoben, die übrigen Qualitäten sowie der Tast- und Temperatursinn der Zunge bleiben unangegriffen. Shore[5]) erzeugte die gleiche Wirkung durch Bepinselung der Zunge mittels einer 20 proz. Lösung von Natrium gymnemicum. Die Wirkung hält stundenlang vor.

Genau wie Gymnemasäure wirkt Eriodyctionsäure, die in den Blättern von Eriodyction californicum enthalten ist.

Lewin[6]) erwähnt noch die sudanesische Wunderfrucht Bumelia dulcifica, welche den bitteren und süßen Geschmack angeblich in sauren wandelt. Die gleiche Wirkung wird dem samenumhüllenden Schleim der Beere von Phrygnium Danielli zugesprochen.

Über den Angriffspunkt aller dieser Substanzen ist zu sagen, daß er, soweit es sich um die *Ageusie* handelt, peripheren, soweit Erscheinungen von Hypergeusie ins Spiel kommen, zentralen Ursprungs ist. Ponzo[7]) erlebte an sich, daß nach Bepinselung der einen Zungenhälfte mit Stovain die andere überempfindlich wurde. Diese Erscheinung weist zweifellos auf zentrale Vorgänge hin.

[1]) Ferrari, P.: Comment se modifie la sensibilité gustative pour les très petites doses des anaesthésiques locaux? Arch. ital. de biol. Bd. 42, S. 411. 1905.

[2]) Ponzo, M.: Über die Wirkung des Stovains auf die Organe des Geschmacks, der Hautempfindungen, des Geruchs und Gehörs, nebst einigen weiteren Beobachtungen über die Wirkungen des Cocains, des Alypins und der Carbolsäure im Gebiete der Empfindungen. Arch. f. d. ges. Psychol. Bd. 14, S. 398. 1909.

[3]) Edgeworth, s. W. P. T. Dyer: A plant, which destroys the taste of sweetness. Nature 1885, S. 176.

[4]) Hooper: An examination of the leaver of Gymnema sylvestre. Nature Bd. 35, S. 565. 1887.

[5]) Shore, L. E.: A contribution to our knowledge of taste sensations. Journ. of physiol. Bd. 13, S. 197. 1892.

[6]) Lewin, L.: Über die Geschmacksverbesserung von Medikamenten und über Saturationen. Berl. klin. Wochenschr. Bd. 31, S. 644. 1894.

[7]) Ponzo: Zitiert auf S. 312.

XII. Die Lokalisation der Geschmacksempfindungen.

Die Versuche zur Bestimmung des Lokalisationsvermögens beim Geschmackssinn können natürlich nur so angestellt werden, daß man gleichzeitig zwei Stellen des Sinnesfeldes auf der Zunge mit verschieden schmeckenden Lösungen bepinselt und aussagen läßt, welche Qualität an der einen, welche an der anderen getroffenen Stelle empfunden wurde. Dieser Vorgang, der von v. Skramlik[1]) gewählt wurde, entspricht *nicht* der Bestimmung der Raumschwellen beim Tastsinn mit zwei zugleich aufgesetzten Spitzen, denn für den Geschmack mußte das Verfahren dahin abgeändert werden, daß gleichzeitig entweder zwei verschiedene Qualitäten oder zwei verschiedene Konzentrationen der gleichen Qualität zur Darbietung gelangen. Eine andere Methodik läßt sich hier gar nicht anwenden, denn beim Bepinseln einer Stelle würde natürlich der Reizort durch die begleitende Tastempfindung bestimmt werden. So aber ist deren Einfluß völlig ausgeschaltet.

Als Geschmacksreize gelangen starke Konzentrationen von Vertretern für bitter, salzig, sauer und süß zur Verwendung. Dies ist erforderlich, weil die Empfindlichkeit bekanntlich auch von der Feldgröße in Abhängigkeit ist. Man grenzt auf der Zunge 4 Felder ab, 2 vordere und 2 hintere, und bepinselt je 2 von ihnen gleichzeitig in wechselnder Kombination. Dabei hat sich herausgestellt, daß eine *richtige räumliche Unterbringung* der Geschmacksempfindungen *möglich* ist, freilich erst nach Erlangung einiger Übung. Dies besagt, daß niemand von vornherein lokalisieren kann, sondern es erst lernen muß.

Eine Lokalisation der Geschmacksempfindungen ist im allgemeinen auch möglich, wenn auf 2 Feldern gleichzeitig 2 verschieden starke Lösungen der gleichen Qualität dargeboten werden, man stößt aber dabei auf bemerkenswerte *Täuschungen*, die in das Gebiet der *konstanten Fehler* einzureihen sind. Sie äußern sich darin, daß die objektiv stärkere Lösung nicht in allen Fällen richtig lokalisiert wird, daß vielmehr die Beurteilung ihrer Lage vom *Individuum*, der *Örtlichkeit* und den *Konzentrationsunterschieden* in mannigfacher Weise abhängt. Ganz extreme Fälle dieser Art sind bei der Qualität *Salzig* gefunden worden. So kann von manchen Versuchspersonen die Lage einer 1,71-m-und einer gleichzeitig gebotenen 0,15-m-NaCl-Lösung ausnahmslos mit Sicherheit angegeben werden, wenn die erste Lösung auf dem rechten, die zweite auf dem linken Anteil der vorderen Zungenhälfte dargeboten wird, nicht aber umgekehrt. Dieses Verhalten wird ohne weiteres verständlich, wenn man hört, daß die Empfindlichkeit für bestimmte Qualitäten an symmetrischen Stellen nicht gleich groß ist. Überraschend ist nur, daß die Unterschiede derartig ausgeprägt, weiter, daß sie nicht bei jedem Individuum zu verzeichnen sind und endlich, daß sie in diesem Ausmaß nur die Qualität *Salzig* betreffen. Man kann aber ohne Ausnahme für jede Versuchsperson und für beliebige zwei Felder Konzentrationen der Geschmacksreize ermitteln, deren Unterscheidung in der einen Anordnung möglich, in der anderen ausgeschlossen ist.

Versuche mit kleinflächigen Reizen an einzelnen Papillen lehrten, daß die Raumschwellen des Geschmackssinnes von der gleichen Größenordnung sind wie beim Getast. Sie sind in der Querrichtung etwas tiefer als in der Längsrichtung und betragen bei Geübten in der ersten Richtung 2, in der letzteren 2,5—3 mm.

---

[1]) Skramlik, E. v.: Die Lokalisation der Empfindungen bei den niederen Sinnen. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 56, S. 69. 1924.

XIII. Die zeitlichen Verhältnisse der Geschmacksempfindung.

Meist ist bisher unter der Bestimmung der zeitlichen Verhältnisse bei einer Geschmacksempfindung nichts anderes verstanden worden als einfach die Ermittlung der Reaktionszeit. Diese stellt bekanntlich die kürzeste Zeit dar, welche notwendig ist, um auf einen Reiz mit einer Ausdrucksäußerung zu reagieren. Zu dieser wird die Betätigung eines Tasterschlüssels benützt. Die Zeitmessung erfolgt am besten mit Hilfe eines Hippschen Chronoskops. Die Reizdarbietung erfolgte zum Teil durch Schließung eines elektrischen Stromes auf der Zunge, zum Teil durch Aufdrücken eines mit der gewünschten Lösung befeuchteten Plättchens oder Schwämmchens. Ganz allgemein läßt sich zu diesen Versuchen bemerken, daß die Bestimmung einer solchen Reaktionszeit doch in hohem Maße willkürlich ist.

Tabelle 27.

Qualität	Zungenspitze	
	Minimum	Maximum
bitter	2 Sekunden	7 Sekunden
salzig	0,25 „	0,72 „
sauer	0,64 „	0,70 „
süß	0,30 „	0,85 „

Zweifellos stört bei allen diesen Bestimmungen die begleitende *Tastempfindung*; weiter kann die Betätigung des Reaktionstasters in einem Augenblick erfolgen, wo gerade eine erste unbestimmte Empfindung auftritt, oder solange hinausgeschoben werden, bis man sich über die Qualität der Empfindung völlig im klaren ist. Man darf eben niemals vergessen, daß bei Verkleinerung der Reizfläche die Empfindungen doch sehr unbestimmt sind (selbst bei Verwendung hoher Konzentrationen) und erst allmählich an Sicherheit gewinnen. Die Schwierigkeiten lassen sich nur schwer beseitigen, und sie verbleiben, auch wenn man die Berührungsempfindung durch Verwendung eines Tropfrohrs möglichst schwächt.

Die Untersuchungen von Beaunis[1]), Henri[2]) u. a. haben ergeben, daß die Reaktionszeit an verschiedenen Zungenstellen ungleich ist. Am kürzesten ist sie für salzig; dann folgen süß, sauer und bitter (s. Tabelle 27).

---

[1]) Beaunis, M.: Recherches éxp. sur les conditions de l'activité cérébrale etc. Paris 1884.

[2]) Henry, Ch.: Le temps de réaction des impressions gustatives, mesuré par un compteur à seconde. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 1894, S. 682.

V. Psychologie der chemischen Sinne.

Von

Hans Henning

Danzig.

Zusammenfassende Darstellungen.

Baglioni, S.: Die niederen Sinne. Handb. d. vergl. Physiol. v. Winterstein Bd. IV, S. 520—554. Jena: G. Fischer 1913. — Henning, H.: Der Geruch, ein Handbuch für die Gebiete der Psychologie, Physiologie, Zoologie, Botanik, Chemie, Physik, Neurologie, Ethnologie, Sprachwissenschaft, Literatur, Ästhetik und Kulturgeschichte. Leipzig: J. A. Barth 1924. — Hollingworth, H. L. and A. T. Poffenberger: The Sense of Taste. New York: Moffat Yard 1917. — Nagel, W.: Der Geruchssinn. Der Geschmackssinn. Nagels Handb. d. Physiol. d. Menschen Bd. III, S. 589—646. Braunschweig: Vieweg 1905. — Thunberg, T.: Physiologie der Druck-, Temperatur- und Schmerzempfindungen. Ebenda Bd. III, S. 647 bis 734.

Unter dem Sammelbegriff der chemischen Sinne faßt man die durch chemische Stoffe ausgelösten sensorischen Einwirkungen auf den lebenden Organismus zusammen. In erster Linie handelt es sich dabei um Geruch und Geschmack, in zweiter Linie um die übrigen Hautsinne.

Während sich die Zuordnung der chemischen Reize zum peripheren Empfangsapparat sowie zur subjektiven Erlebnisklasse verhältnismäßig exakt für den Menschen durchführen läßt, fällt eine solche Zuordnung bei den mittleren und niederen *Tieren* außerordentlich schwer; bei den niedersten Organismen wird man in dieser Hinsicht überhaupt von allen subjektiven Momenten abzusehen haben. Denn außer dem Umstand, daß man niederen Tieren ein Seelenleben absprechen muß resp. dessen Existenz naturwissenschaftlich noch nicht begründet werden konnte, lassen sich bei einfachen Organismen chemische Einwirkungen der Außenwelt beobachten, welche außerhalb aller Analogie zu menschlichen Erlebnisklassen liegen, gleichwohl aber den Organismus zu Reaktionen, namentlich zu Bewegungen vom Reizorte weg veranlassen. Es sind dies die chemische Sensibilisierung des gesamten Körpers durch Photokatalyse, wonach die allgemeine Lichtempfindlichkeit sogar bis zu einem Tod durch Lichtstrahlung gesteigert werden kann, ferner die Osmose sowie Einwirkungen, welche das Plasma schädigen und lähmen. Man faßt die von chemischen Reizen hervorgerufenen Reaktionen niederer Tiere, welche in einer (positiven) Annäherung an die Reizquelle oder einer (negativen) Entfernung von ihr bestehen, deshalb als Chemotropismus zusammen.

Über die Entstehung der beim Menschen ausgeprägten chemischen Sinne wurden drei *genetische Theorien* aufgestellt. Die erste nimmt für die niederen Lebewesen eine allgemeine chemische Sensibilität an, aus welcher sich dann im Laufe der tierischen Entwicklung die verschiedenen Hautsinne herausdifferen-

zieren. Indessen wurde dieser namentlich von amerikanischen Zoologen[1]) vertretene „common chemical sense" noch nicht exakt aufgezeigt. Die als Receptoren hierfür angegebenen freien Endigungen der spinalen und kranialen Nerven dienen vielmehr, wie Baglioni und Henning betonten, der Rezeption von Hautschmerz und Stich oder Berührung. Parker möchte die Qualitäten des allgemeinen chemischen Sinnes sogar noch beim Menschen annehmen und zwar als jenes „merkwürdige Gefühl, das von Dämpfen stammt, welche Augen, Nase oder den Mund reizen". Wir würden dies objektiv eher als Trigeminusreizung und subjektiv als Schmerz charakterisieren. Indessen meint Parker, daß der chemische Sinn unabhängig von Schmerz, Druck, Temperatur, Geruch usw. bei totaler Cocainanästhesie unbeeinflußt erhalten bleibe, wohingegen andere Autoren nichts derartiges vorfinden. — Einer zweiten, von Asher vertretenen Theorie[2]) zufolge bildete sich keine Sinnesqualität aus einer anderen heraus, vielmehr kamen in der Tierreihe die Sinnesqualitäten sprunghaft (im Sinne der Mutationstheorie von de Vries) sekundär zu einem Bewußtseinsinhalt hinzu, welcher primär da war. „Dieses Primäre ist ein Etwas, was zur Erweckung von Trieb und Affekt notwendig und hinreichend ist. Die Qualitäten hingegen dienen höheren Funktionen." — Eine dritte Richtung sucht nicht nur die Receptoren, sondern auch die chemischen Reizwirkungen den verschiedenen chemischen Sinnen gemäß zu trennen, z. B. osmophore, d. h. Geruch vermittelnde Atomgruppen abzuheben von geschmackgebenden, und nun im Experiment zu bestimmen, auf welcher tierischen Entwicklungshöhe die Kategorie erstmals von andern unterschieden resp. spezifisch differenziert wird. So reagieren Polypen bereits auf Riechstoffe als besondere Reizklasse.

Beim Menschen kommen folgende chemische Sinne in Betracht: Geruch, Geschmack, der davon unterschiedene nasale Geschmack, Schmerz, Druck, Temperatur und Organempfindungen. Der vieldeutige Ausdruck „chemischer Sinn" bedarf einer näheren Präzision. Im psychologischen Fachbetriebe sucht man ihn ganz zu meiden, während im physiologischen Gebiet hauptsächlich zwei Formulierungen anzutreffen sind. Die erste faßt lediglich Geruch und Geschmack als chemische Sinne. Namentlich Nagel[3]) sieht Geruch und Geschmack nur als Teile *eines* „chemischen Sinnes" an, „getrennt dadurch, daß beim einen der Träger der materiellen Reizursache die Luft, beim anderen das Wasser ist. So fällt damit die Möglichkeit des Riechens im Wasser weg, denn dann ist das Riechen an die Gegenwart von Luft gebunden". „Es ist offenbar nicht zulässig, anzunehmen, daß die Wassertiere außer dem Geschmackssinn einen zweiten, in seinem inneren Wesen von jenem verschiedenen chemischen Geruchssinn besitzen." Obwohl inzwischen erwiesen ist, daß Wassertiere riechen können, und obwohl im Gebiete der chemischen Reize ein Unterschied zwischen dem chemisch-konstitutiven Charakter der geruchgebenden und geschmackgebenden Atom-

[1]) Zusammenstellungen bei Henning: a. a. O. und G. H. Parker: Smell, Taste and Allied Senses in the Vertebrates. Monogr. on Exper. Biol. von Loeb, Morgan and Osterhout Bd. 6. Philadelphia: Lippincott 1922. — Vgl. W. Nagel: Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. Biblioth. zoologica 18. 1894.

[2]) Asher, L.: Das Gesetz der spezifischen Sinnesenergie und seine Beziehung zur Entwicklungslehre. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 41, S. 157—181. 1907. — Obersteiner, H.: Zur vergleichenden Physiologie der verschiedenen Sinnesqualitäten. Wiesbaden: J. F. Bergmann 1905.

[3]) Nagel, W.: Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe, mit einleitenden Betrachtungen aus der allgemeinen vergleichenden Sinnesphysiologie. Biblioth. zoologica Bd. 7, S. 204. 1894. Dagegen Henning: Der Geruch S. 209 und Baglioni: Handb. d. vergl. Physiol. v. Winterstein Bd. IV, S. 539. 1913.

gruppen aufgedeckt wurde, behielten manche Autoren den Ausdruck „chemischer Sinn" als Inbegriff von Geruch und Geschmack bei. Andere fassen mit dem Geruch und Geschmack noch weitere Hautsinne als „chemischer Sinn" zusammen. Dieses entspricht drei Motiven. Erstens läßt sich bei der Prüfung niederer und mittlerer Lebewesen auf ihre Empfindlichkeit gegen Chemikalien häufig gar nicht ausmachen, welche spezifische Sinneskategorie in Frage kommt (z. B. bei osmotischer, ätzender, beizender, verletzender, schädigender chemischer Einwirkung), ebenso fehlt eine eingehende Kenntnis in anatomisch-physiologischer Hinsicht, wonach die Autoren sich bei der allgemeinen Charakteristik einer sensorischen „chemischen" Einwirkung bescheiden. Zweitens spielt die oben erwähnte These mit, daß sämtliche Hautsinne sich aus einem „chemischen Sinn" herausdifferenzieren. Drittens affizieren, wie wir im Abschnitt 2 ausführen, Chemikalien neben dem Geruchs- und Geschmackssinn noch andere Hautsinne, so den Stich- oder Schmerzsinn (z. B. beim Einatmen von Senföl oder bei chemischer Verätzung von Hautteilen), ebenso den Temperatursinn (z. B. bei Einwirkung von Schwefelsäure auf die Haut oder beim Einatmen bestimmter Riechstoffe), analog bei Druck und Organempfindungen.

1. Der Komplexcharakter.

Die subjektive Sinnesqualität der chemischen Sinne kann nicht als einfache Empfindung erlebt werden, sondern lediglich in komplexer Form. Meistens fließen Anteile der verschiedensten Hautsinne zu einem einheitlichen Erlebnisganzen zusammen, in welchem der Anteil eines bestimmten Hautsinnes nur abstraktiv gesondert, d. h. mit analysierender Aufmerksamkeit für sich beachtet werden oder hervortreten kann. Zur Isolierung eines Hautsinnes wird die Lähmung der übrigen unumgänglich.

Noch ein zweiter Umstand erschwert die psychologischen Bestimmungen im Gebiet der chemischen Sinne. Während man früher mit dem Herausanalysieren fester Elemente, Komponenten oder Empfindungen aus dem Bewußtseinsstrom alles geleistet zu haben wähnte, stellte sich die neuere Psychologie einhellig auf den Standpunkt[1]), daß das Sinneserlebnis durch Angabe der herausanalysierten Elemente nicht erschöpft, ja nicht einmal im wesentlichen erfaßt sei. Denn Bewußtseinserscheinungen bilden keine Summen oder Aggregate psychischer Komponenten, und seelische Eigenschaften sind nicht additiver, sondern konstitutiver Art. Die psychischen Einzelheiten addieren sich nicht zur Einheit wie zusammenfließende Wärmemengen, vielmehr ergeben sie ein Konstitutionsbild nach Analogie chemischer Reaktionen, wo aus bestimmten Elementen ein neuer Körper mit neuen Eigenschaften entsteht. Mit andern Worten: das Erlebnisganze ist nicht identisch mit der Summe seiner elementaren Teile, sondern es ist in gewissem Sinne mehr, in gewissem Sinne anders. Außer den Bestandteilen existieren noch Beziehungen, bei zwei Tönen z. B. die Tonrelation. Solche sinnlichen Beziehungen nannte Chr. v. Ehrenfels „*Gestaltqualitäten*". Sie können erhalten bleiben, selbst wenn man jedes einzelne Element variiert: transponieren wir sämtliche Töne eines Liedes richtig oder falsch in eine andere Tonart, so werden alle Elemente verändert, und doch erkennen wir das Ganze als Tonfigur des alten Liedes wieder. Beim Herausanalysieren fester psychischer Elemente oder elementarer Bestandteile aus dem Erlebnisganzen, was früheren Dezennien als Forschungsziel galt, werden also keineswegs sämtliche Inhalte erfaßt, denn die Gestaltfaktoren als zwischenelementare Beziehungen präsentieren sich nicht als Elemente und wurden infolgedessen trotz ihrer bedeutsamen Rolle häufig übersehen.

[1]) Henning, H.: Psychologie der Gegenwart. Berlin: Mauritius 1925.

Solche Beziehungen zwischen den Elementen bilden indessen nicht die einzigen Gestaltungsfaktoren. Neben den Elementen mit ihren Eigenschaften und Beziehungen gibt es *Ganzeigenschaften*, die man *Komplexqualitäten* oder Gestaltqualitäten (im weiteren Sinne) nennt. Sie sind nicht aus den Eigenschaften und Wirkungen der Elemente ableitbar, sondern nur aus dem einheitlichen Erlebnisganzen als solchem. Nun mag das Ganze in Unterganze oder Teilkomplexe gegliedert sein, welche ihrerseits wieder eine Teilkomplexqualität besitzen, und so erhalten wir eine strukturierte Verflechtung verschieden weit greifender Komplexqualitäten. Beispielsweise spricht der Kenner beim Bukett des Weines von der Ganzeigenschaft des „Harmonischen", er nennt die auf Tastsinne sich beziehenden Teilkomplexqualitäten „ölig", andere Teilkomplexqualitäten „reif", „mild", „erdig", „spritzig" usw. — Manche Züge sind für den Gestalteindruck bedeutungslos; andere hingegen, welche G. E. Müller[1]) als Prinzipalstelle und Th. Lipps als Schwerpunkt charakterisierte, sind ausgesprochene Träger der Komplexqualität. Krueger[2]) rechnet jedes Gefühl des Erlebnisganzen als dessen Gestaltqualität.

Ohne Berücksichtigung der Gestaltmomente ist überhaupt keine Analyse und Bestimmung durchführbar.

In manchen Fällen besitzen die Komplexqualitäten und Ganzeigenschaften ihrerseits einen sinnlich anschaulichen Charakter, andere Male eher einen abstrakten. Mitunter stützt die Komplexqualität sich wesentlich und erkennbar auf einen Sinnesanteil, wonach die verschiedenen Sinnesgebiete als solche (z. B. Geruch, Geschmack und Stechen beim Senföl) voneinander abgehoben bleiben; in andern Fällen macht das aus mehreren Sinnesanteilen zusammengeflossene einheitliche Komplexerlebnis den anschaulichen Eindruck einer neuen einfachen Qualität, z. B. klebrig.

Solche Ganzeigenschaften sind: leer-voll, dünn-voluminös, arm-reich (so ist die Geruchsqualität von Ameisensäure das erstere dieser Paare, Moschus das letztere), zart-herb, glatt-rauh, trocken-feucht, gegliedert-ungegliedert, einheitlich-uneinheitlich, ausgeprägt-unkonturiert, bekannt-unbekannt und fremd usw.

Bei der Verschmelzung mehrerer Sinnesanteile können also durchaus *neue* Ganzeigenschaften auftreten, welche in keinem der gewählten Elemente vorzufinden waren. Am besten läßt sich dies bei der Mischung mehrerer Gerüche zu einer Phantasiekomposition feststellen[3]).

Manche Komplexqualitäten und Ganzeigenschaften lassen sich in verschiedenen Sinnesgebieten in gleicher Weise antreffen. Beispiele sind: dumpfe Gerüche, dumpfe Töne, dumpfe Farben, dumpfe Drucke usw. Analog hart, weich, warm, kalt, stechend, spitz, grell, mild, zart, herb, stumpf, fein, roh, feucht, trocken, geschlossen, unkonturiert u. a. Früher sprach man solche in mehreren Sinnesgebieten in annähernd gleicher Weise auftretenden Ganzeigenschaften irrtümlich als Synästhesie und Mitempfindung oder als bloßes dichterisches Gleichnis an. Die Analyse solcher Momente steht heute im Vordergrund der psychologischen Forschung.

Dem komplexen Erlebnischarakter entsprechend fällt die *Lokalisation* der Sinneseindrücke auch dort, wo sie nicht diffus ausstrahlen, nie ganz exakt umschrieben aus, sondern etwas unbestimmt. Gerüche lokalisieren wir niemals

[1]) Müller, G. E.: Komplextheorie und Gestalttheorie. Göttingen: Vandenhoeck u. Ruprecht 1924.

[2]) Krueger, F.: Der Strukturbegriff in der Psychologie. Bericht üb. d. 8. Kongreß f. exp. Psychol. in Leipzig S. 31—56. Jena: G. Fischer 1924. — Festschr. f. Volkelt. München: Beck 1918.

[3]) Außer meinem genannten Handbuch vgl. Psychologische Untersuchungen am Geruchssinn. Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmeth., Abt. VI A, S. 741ff. 1925.

scharf an die Riechschleimhaut, sondern etwas unterhalb, beim Ausatmen duft-haltiger Luft sogar in den Luftstrom unterhalb der Nasenöffnung. Ebensowenig werden die im komplexen Geruchserlebnis enthaltenen übrigen Hautsinne, vornehmlich Geschmack, Stechen, Druck und Temperatur, genau an die zugehörigen Endapparate lokalisiert. Ist ein optischer Eindruck im einheitlichen Komplex einbegriffen, wie sich das durch Erblicken oder visuelles Vorstellen der Reizquelle oft ergibt, dann verlagert der optische Anteil häufig den gesamten Komplex in seiner ihm eigentümlichen Lokalisationsart: der Geruchseindruck kann dann (als Gegenstandsgeruch) an die erblickte Reizquelle lokalisiert werden. Analog vermochte Bourdon die Hautsinneserlebnisse beim Rasieren an das Spiegelbild seines Gesichtes zu verlegen.

2. Die Bestimmung der Qualitäten.

a) *Der Geruch.* Die zahlreichen Geruchseindrücke suchte Zwaardemaker[1]) auf neun Klassen zu reduzieren, indem er die Einteilung des Botanikers Linné mit der eher auf Gefühlsmomente abgestimmten Rubrizierung des Physiologen A. von Haller kombinierte; die einzelnen Klassen werden wieder in Unterklassen geschieden. Seine neun Hauptgruppen lauten:

1. Ätherische Gerüche (Fruchtäther, Aldehyde, Ketone).
2. Aromatische Gerüche (Camphergerüche, Gewürze, Anis-Lavendelgerüche, Zitronen-Rosengerüche, Mandelgerüche).
3. Balsamische Gerüche (Blumendüfte, Liliengerüche, Vanillegerüche).
4. Amber-Moschusgerüche.
5. Allyl-Kakodylgerüche (lauchartige und Kakodyl-Fischgerüche).
6. Brenzliche Gerüche.
7. Kaprylgerüche.
8. Widerliche Gerüche.
9. Ekelhafte Gerüche.

Henning scheidet bei der Geruchseinteilung die individuell, sozial und völkerpsychologisch verschiedene Gefühlsfärbung (widerlich, ekelhaft) aus und findet ein Kontinuum von Gerüchen, dessen Glieder je nach dem größeren oder geringeren Ähnlichkeitsgrade als nähere oder entferntere Nachbarn in dem unten erwähnten Modell des Geruchsprismas bestimmt werden. Als Hauptklassen ergeben sich hierbei: Würzig, Blumig, Fruchtig, Harzig, Brenzlich und Faulig mit sämtlichen Übergangsmöglichkeiten und Zwischenstufen zwischen zwei und mehr Gruppen.

Daraufhin vertrat Zwaardemaker[2]) ebenfalls ein Kontinuum und strich einige Unterabteilungen seines Systems, wonach eine Vereinigung der verschiedenen Einteilungssysteme erreichbar wäre[3]).

b) *Der Geschmack*[4]). Hier kommen nur die vier Grundqualitäten: Salzig, Süß, Sauer und Bitter in Betracht. Es fragt sich jedoch, ob sämtliche einfachen

[1]) Zwaardemaker, H.: Die Physiologie des Geruchs, S. 216ff. Leipzig 1895.

[2]) Zwaardemaker, H.: Odeur et chimisme. Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 6, S. 339—347. 1922.

[3]) Henning, H.: Der Geruch. ein Handbuch usw. S. 361ff. — Vgl. auch F. B. Hofmann: Zur Theorie des Geruchssinnes. I. Parosmie-Studien. Zeitschr. f. Biol. Bd. 73, S. 29 bis 66. 1921; II. Über die sogenannte Geruchsermüdung. Ebenda Bd. 78, S. 63 -90. 1923.

[4]) Die Literatur ist gesammelt bei H. Henning: Psychologische Studien am Geschmackssinn. Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmeth., Abt. VI A, S. 627 -740. 1922; Ergebn. d. Physiol. von Asher-Spiro Bd. 19, S. 1—78. 1921. — Kiesow, F.: Beiträge zur physiologischen Psychologie des Geschmackssinnes. Wundts Philos. Stud. Bd. 9, S. 510—527. 1894; Bd. 10, S. 329—368. 1894; Bd. 10, S. 523—561. 1894; Bd. 12, S. 255—278. 1896; Bd. 12, S. 464—473. 1896; Bd. 14, S. 567—588. 1898; Bd. 14, S. 591—615. 1898; Zeitschr. f. Psychol. Bd. 27, S. 80 -94. 1902; Arch. ital. de biol. Bd. 30, S. 377—426. 1898; Bd. 38, S. 334—336. 1902. — Oehrwall, H.: Untersuchungen über den Geschmackssinn. Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 2, S. 1—69. 1890.

Qualitäten damit und mit der Mischung dieser vier Grundqualitäten erschöpft werden. Zunächst zeigt sich, daß die einzelnen Zungenregionen, ja die einzelnen Geschmackspapillen der Zunge nach Intensität und Qualität nicht in gleicher Weise auf ein und denselben Reiz ansprechen. Zweitens vermitteln manche chemisch einfachen Stoffe nicht lediglich einen einfachen Grundgeschmack, sondern der einfache und einheitliche Geschmack weist eine Ähnlichkeit zu zwei oder mehr Grundgeschmäcken als Empfindungsseiten auf, wonach solche Eindrücke als einfache Übergangsgeschmäcke zwischen den vier Grundqualitäten anzusprechen sind. Und hier erhebt sich das Problem, ob der von einem einfachen chemischen Stoff ausgelöste sinnlich einfache Geschmack, welcher trotz der Einfachheit des Eindruckes zwei Seiten oder Ähnlichkeiten besitzt (z. B. das leise bittersalzige Bromkalium), mit einer entsprechend dosierten Mischung aus zwei reinen Schmeckstoffen (reines Salz und reiner Bitterstoff) erlebnismäßig identifiziert werden kann. Für einige Geschmäcke, deren Geschmackseffekt chemisch-konstitutiv in der Ionenwirkung wurzelt, konnte v. Skramlik in Vexierversuchen Verwechslungsgruppen feststellen[1]). Indessen finden solche Vexierbedingungen und Verwechslungsgruppen überhaupt nur ein beschränktes Anwendungsgebiet, auch sind die vom Geschmacksanteil ausgehenden Gestaltqualitäten wie die Ganzeigenschaften in jedem Fall spezifisch verschieden. Beispielsweise vermittelt Rohrzucker einen viel dichteren und zäheren Eindruck des Süßen als Saccharin mit seinem dünnen Charakter.

c) *Der nasale Geschmack* ist der im komplexen Geruchserlebnis vorhandene Geschmacksanteil (z. B. das Süße des Fliederduftes), welcher nicht von den Geschmackspapillen der Zunge, sondern von entsprechenden Endapparaten im Nasenrachenraum ausgelöst wird. Die beiden Arten von Geschmack sind zwar nahe verwandt, jedoch nicht identisch.

Die wesentlichen Unterschiede beider Sinne liegen darin, 1. der nasale Geschmack ist ungeheuer viel empfindlicher, sobald es sich um Geschmacksgerüche handelt. Wird man von einem schmeckenden Geruchsgas bereits überreizt, so erreicht der gleichkonzentrierte Gasstrom, wenn man ihn auf die Zunge richtet, meistens noch nicht einmal die Reizschwelle. 2. Umgekehrt spricht der nasale Geschmackssinn auf viele Schmeckstoffe ohne Geruch (anorganische Salze, Chininsalze, Pikrinsäure, Strychninsalze u. a.) in Gasform überhaupt nicht oder nur sehr spät und unausgiebig an, während die Papillen der Zunge auf gleichkonzentrierte Lösungen überaus empfindlich reagieren. 3. Diese Eigentümlichkeiten wurzeln hauptsächlich darin: der nasale Geschmack antwortet vornehmlich auf gasförmige Reize, der Geschmackssinn der Zunge nur auf gelöste. 4. Bei ein und demselben Stoff vermitteln beide Sinne aus diesem Grunde häufig durchaus gegenteilige Erlebnisse. 5. Infolgedessen veranlassen auch manche natürliche Blütenöle, Fruchtschalenöle und andere Mischungen einen recht süßen oder sauren nasalen Geschmack (z. B. Zitronenöl); bringt man einen Tropfen davon auf die Zunge, so mag er außerordentlich bitter schmecken. 6. Die Lokalisation unterscheidet sich beidemal. 7. Die eine Art kann ausfallen, während die andere erhalten bleibt. 8. Der salzige Geschmack scheint beim nasalen Geschmack überhaupt zu fehlen. 9. Die Gesetze der Komplexverschmelzung zeigen erhebliche Unterschiede. 10. Die aufmerksame Selbstbeobachtung findet nicht nur deutliche Differenzen der Komplexqualität vor, sondern häufig auch Unterschiede in der Nuance der Qualität, wenn zwar es nur feinste Nuancen sind. 11. Die anschaulichen Reproduktionen resp. eidetischen Anschauungs-

[1]) Skramlik, E. v.: Mischungsgleichungen im Gebiete des Geschmackssinns. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 53, S. 36—78, 219—233. 1921.

bilder[1]) der beiden Geschmackssinne unterscheiden sich voneinander, auch kann die Erlebnismöglichkeit für die eine Geschmacksgattung ausgeprägt sein, während sie für die zweite fehlt.

d) *Der Schmerz.* Die von chemischen Reizen ausgelösten Schmerzempfindungen lassen sich unterscheiden 1. als Stechen, welches namentlich beim Riechen an Eisessig, Senföl, Pfeffer, Zwiebel, Meerrettich u. a. zu beobachten ist, dabei handelt es sich um eine Trigeminusreizung. 2. Als Ätzen, Brennen, Beizen im Falle chemische Reizwirkungen die Haut affizieren oder injiziert wurden. 3. Als analoge Erscheinungen an inneren Organen. In geringer Intensität werden die Reizeffekte nicht als eigentlicher Stich oder Schmerz gewertet, sondern gelten mitunter wie bei kohlensäurehaltigen Getränken als angenehm. Im ganzen ergeben sich keine wesentlichen Unterschiede zu den analogen Erlebnissen bei mechanischer Einwirkung, doch spielen die Komplexqualitäten und Ganzeigenschaften häufig eine so große Rolle, daß die Grundqualität in den Erlebnishintergrund treten kann.

e) *Temperatureindrücke* auf chemische Reizung hin sind sowohl beim Riechen und Schmecken als bei den sonstigen Hautsinnen zu beobachten. Manche Riechstoffe (Heliotropin, Moschus, Patschuli) muten in der Regel warm an, andere (Knoblauch, Schwefelkohlenstoff) kalt. Diese Eindrücke werden nicht an die Riechschleimhaut selbst, sondern vornehmlich, wenn auch etwas diffus, an die Innenflächen der Nasenflügel lokalisiert, wo sich Wärme- und Kältepunkte als zugehörige Endapparate befinden. Die chemisch ausgelösten Temperaturempfindungen unterscheiden sich nicht von den durch Temperaturreize hervorgerufenen.

f) *Druck.* Der Drucksinn macht sich ebenfalls beim Riechen und Schmecken sowie bei den übrigen Hautsinnen auf chemische Reizung hin bemerkbar. Bestimmte Riechstoffe wirken immer schwer, lastend, adhärierend und drückend, andere weich, leicht und wenig haftend. Abweichungen von den mechanisch hervorgerufenen Druckerlebnissen zeigen sich nicht.

e) *Organ-* oder *Allgemeinempfindungen* (cénesthésie). Die Organempfindungen[2]) unterrichten sensorisch über gewisse normale, vornehmlich aber über die Störungen der Funktionen des vegetativen Lebens (Hunger, Durst, Magenschmerzen, Atemnot usw.). Sie sind mit starken Gefühlswirkungen ausgestattet, ihrer sinnlichen Qualität nach jedoch sehr undeutlich und schwer bestimmbar. Obwohl sie eine gewisse Verwandtschaft zum Schmerz und Druck verraten, sind sie mit diesen nicht identisch. Auch ihre Lokalisation fällt undeutlich und diffus aus, häufig strahlen die Sensationen weit über das betroffene Reizgebiet aus. Alle diese Momente machen eine psychologische Fixierung der einzelnen Grundqualitäten außerordentlich schwierig. Diese Bestimmung wird dadurch noch weiter erschwert, daß neben der starken Gefühlsdurchtränkung meistens die elementaren Grundqualitäten viel weniger auffallen als die Komplexqualitäten und Ganzeigenschaften. Eine zureichende Ordnung der Organempfindungen in ein System einfacher Grundqualitäten ist psychologisch noch nicht in klarer Form durchgeführt worden, vielmehr wählt man die Organe als Einteilungs-

[1]) Henning, H.: Ausgeprägte Anschauungsbilder der beiden Arten von Geschmackssinn. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 95, S. 137ff. 1924.

[2]) Meumann, E.: Zur Frage der Sensibilität der inneren Organe. Arch. f. d. ges. Psychol. Bd. 9, S. 26ff. 1907; Bd. 14, S. 279ff. 1908; Bd. 16, S. 228ff. 1910. — Becher, E.: Über die Sensibilität der inneren Organe. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 49, S. 341ff. 1908. — Mosso, A.: Die Ermüdung. Leipzig 1892. — Turro, R.: Die physiologische Psychologie des Hungers. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 44, S. 330ff.; Bd. 45, S. 217ff, 327ff. — Boring, E. G.: Processes Referred to the Alimentary and Urinary Tracts. Psychol. review Bd. 22, S. 306—331. 1915. — Boring, E. G.: The Sensations of the Alimentary Canal. Americ. journ. of psychol. Bd. 26, S. 1—57, 485—494. 1915.

prinzip. Ebenso geben die klinischen Ausfallserscheinungen in diesem Gebiete nicht den gewohnten Wink für die Klassifizierung. Wenn die innerliche Empfindlichkeit der Organe ausfällt, wofür Sollier und Revault d'Allonnes[1]) psychologische Fälle beibrachten, so ist zugleich das Gefühlsleben bis hin zu den höchsten Affekten (Furcht, Kummer, Schreck) stark beeinträchtigt.

Meumann und Titchener[2]) gaben folgende Einteilung der Organempfindungen: 1. solche des Bewegungsapparates (Ermüdung, Ruhegefühl, Kräftigkeit, Nachlassen der Spannung beim Ablegen von Lasten u. a.). 2. Organempfindungen des Ernährungssystems (Appetit, Hunger, Durst, Magendrücken, Brechreiz, Übersättigung, Kolik, Darmentleerung, Übelkeit usw.). 3. Eindrücke des Atmungs- und Kreislaufsystems (Atemnot, Beklemmung, Schwüle, Schaudern, Zittern, Gänsehaut, Kribbeln usw.). 4. Eindrücke des Genitalsystems.

Im einzelnen beschäftigen sich die verschiedenen psychologischen Studien mit der Untersuchung, welche inneren Organen empfindungslos und welche empfindlich sind. Über solche Lokalisationsfragen hinausgehend ist noch kein grundsätzlicher Versuch unternommen worden, die Organempfindungen mit einer Psychologie der Gestaltqualitäten und Ganzeigenschaften durchzuarbeiten.

3. Psychophysische Bestimmungen.

Die *Messungen*[3]) der Reizschwelle, der Reaktionszeit sowie der Unterschiedsempfindlichkeit gemäß dem für Geruch und Geschmack als gültig erwiesenen Weber-Fechnerschen Gesetz kommen an anderer Stelle dieses Handbuches[4]) bereits zur Meldung.

Die sonstigen psychophysischen Bestimmungen zielen auf die Ordnung der Grundqualitäten in eine *psychophysische Qualitätenreihe* (Kontinuum, Modell) sowie auf deren Gesetze ab; solche Ordnungen gestatten weiterführende Schlüsse sowohl auf psychophysische Tatsachen wie auch auf den zugrunde liegenden psychophysischen Prozeß. Das Modell kann sich objektiv auf die Reizarten abstimmen, wobei dann die chemischen Reize geordnet werden, oder subjektiv auf die Sinnesqualitäten, womit ein psychologisches System erreicht wird. Für die Festlegung des Kontinuums liegen methodisch folgende Möglichkeiten vor: 1. Exklusivverfahren: man merzt alle sichtlichen Einzelfehler der bisherigen Einteilungen aus. 2. Sukzessivverfahren: die einzelnen Reize werden sukzessiv exponiert, und man ordnet dabei die Qualitäten nach subjektiven Ähnlichkeiten. 3. Simultanverfahren: man vergleicht simultan mehrere Eindrücke. 4. Abstraktionsverfahren: an sinnlich erlebten Qualitäten und im Überblick über diese, die man eventuell reproduziert, stellt man deduktiv eine Ordnung her, man abstrahiert die Klasseneigentümlichkeit usw. An entscheidenden Stellen wird dies experimentell verifiziert. 5. Bezugsverfahren: man erforscht die Beziehung zwischen Sinnesqualität und Reiz; bei der subjektiven Ordnung verwertet man die gefundenen Zuordnungen entsprechend. 6. Psychophysisches Verfahren: die Ordnung wird experimentell an der Hand der folgenden Gesetzmäßigkeiten[5]) durchgeführt.

[1]) Sollier, P.: Le problème de la mémoire. Paris 1900. — d'Allonnes, Revault: Rôle des sensations internes dans les émotions et dans la perception de la durée. Rev. philos. Bd. 60, S. 592ff. 1905.

[2]) Meumann, E.: Zur Frage der Sensibilität der inneren Organe. Arch. f. d. ges. Psychol. Bd. 9, S. 26ff. 1907; Bd. 14, S. 279ff. 1908; Bd. 16, S. 228ff. 1910. — Titchener, E. B.: Lectures on the Elementary Psychology of Feeling and Attention. New York: Macmillan 1908.

[3]) Zahlenwerte in den Tabellen bei Henning.

[4]) Band 10.

[5]) Henning, H.: Der Geruch, ein Handbuch usw. S. 365ff.

Ordnen wir die einzelnen Glieder nach eben merklich zunehmender Ähnlichkeit, so können wir beim Durchlaufen der Qualitätenreihe den Eindruck gewinnen, entweder daß die Qualitätenreihe *unbegrenzt* ist, oder daß sie *begrenzt* ist. Die bei Geruch und Geschmack verwirklichte Begrenztheit besagt für das abbildende Modell, daß es Grenzen und im geometrischen Sinne Ecken besitzt, zumal die Änderung des subjektiven Eindruckes beim Durchlaufen der Qualitätenreihe nicht konstant nach derselben *Richtung* geht. Die Anzahl der Richtungsänderungen gibt die Zahl der Modellecken an. — Ändert sich die Erlebnisqualität geradläufig und allmählich beim Fortschreiten in der Qualitätenreihe, so liegt dem eine allmähliche Qualitätenänderung des psychophysischen Prozesses zugrunde. Wie schon G. E. Müller betonte[1]), ist „eine solche geradläufige und allmähliche qualitative Änderung eines psychophysischen Prozesses auf doppeltem Wege möglich; erstens dadurch, daß sich an einem einfachen psychophysischen Prozesse oder an mehreren Partialprozessen nebeneinander eine geradläufige allmähliche Änderung *qualitativer* Art (z. B. Änderung der Schwingungszahl) vollzieht, zweitens dadurch, daß sich die *Intensitäten* der Teilvorgänge eines zusammengesetzten psychophysischen Vorganges in der Weise ändern (z. B. beim Zusammenwirken der Schwarzerregung und Weißerregung), daß eine allmähliche und geradläufige Änderung der Beschaffenheit dieses zusammengesetzten Vorganges resultiert". Die Entscheidung wird durch folgende Möglichkeiten erleichtert. Handelt es sich um den zweiten angegebenen Fall der Intensitätsänderung der Teilvorgänge eines psychophysisch zusammengesetzten Vorganges, dann muß jedes *mittlere Glied* der psychischen Qualitätenreihe dadurch erreicht werden können, daß man die beiden (dieses mittlere Glied einschließenden) Nachbarn mischt. So erhält man Orange durch Mischung von Rot und Gelb. Für die chemischen Sinne ist dieser zweite Fall nirgends verwirklicht. Weiter besagt die Psychophysik: die zweite Möglichkeit einer Intensitätsänderung der Partialprozesse eines psychophysisch zusammengesetzten Vorganges setzt voraus, daß die Ähnlichkeit zweier Qualitäten, die an den *Ecken* des Modells stehen, nicht so groß sein kann, wie die Ähnlichkeit zweier Qualitäten vom gleichen gegenseitigen Abstand im Modell, die in der *Kantenmitte* des Modelles stehen. Schließlich ist die Natur der Übergangsformen zwischen den Grundqualitäten im einzelnen festzulegen und das Modell hierauf abzustimmen.

Dieser Methodik entsprechend ordnete Henning die Gerüche in ein Kontinuum, welches sich durch die Oberfläche eines regelmäßigen trigonalen Prismas als Modell darstellen läßt, und die Geschmäcke in Form der Oberfläche eines regelmäßigen Tetraeders.

4. Der Qualitätenwechsel.

Im Feld der chemischen Sinne veranlaßt eine Steigerung des Reizes keineswegs nur eine Intensitätsverstärkung der zugehörigen subjektiven Empfindung, sondern zugleich wird — analog wie bei Farben — die Qualität *anders*. Dieser Qualitätenwechsel läßt sich besonders leicht an einer großen Anzahl von Gerüchen[2]) studieren. Er ist aber auch bei andern niederen Sinnen verwirklicht; so erscheinen manche schwachen Reizungen innerer Oragne als stumpfer Druck, der nach Reizsteigerung sich in heftige Stiche wandelt.

Ein zweites Motiv des steten Wechsels liegt im Gesetz von der Enge des Bewußtseins sowie in der Tatsache von den *Aufmerksamkeitsschwankungen*

[1]) Müller, G. E.: Zur Psychophysik der Gesichtsempfindungen. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 10, S. 1ff., 321ff.; Bd. 14, S. 1ff., 161ff.

[2]) Henning, H.: Der Geruch, ein Handbuch usw. S. 180ff.

(Oszillationen) begründet, welche besonders alle der Reizschwelle naheliegenden Sensationen betreffen[1]).

Wie Perlia, Edinger, Jelgersma, Wallenberg und Holmgren zeigten[2]), mischen sich manche sensorische Bahnen untereinander und auch mit optischen Bahnen, ebenso existieren *zentrifugale* sensorische Bahnen aus den zugehörigen oder andern Sinneszentren an oder bis in das Sinnesorgan hinein. Durch attentionelle *Sensibilisierung* können auf solchen Wegen Eindrücke in ihrer Intensität verstärkt, in ihrer Qualität verbessert und verändert werden, und zwar sowohl vom eigenen Sinneszentrum aus wie von andern. Experimentelle Bestimmungen in dieser Hinsicht meldete Henning.

Schließlich hängt die Qualität des Sinneseindruckes noch recht wesentlich von der *Residuenwirkung* (d. h. einer physiologischen Gedächtnisdisposition) ab, welche im Auffassungsvorgang mit der vom Sinnesorgan hergeleiteten Reizkomponente zusammenwirken muß. Ihr Ausfall bedingt Unklarheit oder Seelenblindheit. Durch Aktivierung neuer Residuenkomplexe gelingt es im Experiment weitgehend, eine bestehende Qualität in ihrem sinnlich anschaulichen Charakter zu *ändern*[3]), wobei vorhandene Partialresiduen des gerade ansprechenden Residuenkomplexes fortfallen oder neue hinzutreten. Im Experiment lassen sich auch die individuellen Unterschiede beim Auffassen der Qualitäten auf unterschiedliche Partialresiduen zurückführen.

5. Eidetik und Reproduktionen.

Bei keinem einzigen chemischen Sinn lassen sich anschauliche Erinnerungen oder Vorstellungsbilder reproduzieren, ebenso fehlen negative Nachbilder gänzlich. Infolgedessen kann man sich, um ein Beispiel aus einem anderen, nicht chemischen Gebiet zu bringen, nicht wirklich anschaulich an die Geburtswehen oder an die Schmerzen einer früheren Operation erinnern. Trotzdem sind bei sämtlichen chemischen Sinnen (neben den Surrogatvorstellungen, welche ohne sinnliche Anschaulichkeit lediglich ein abstraktes Wissen um die Qualitäten mitführen) anschauliche Reproduktionen möglich, und zwar in der Form eidetischer Bilder (subjektiver Anschauungsbilder). Diese erst in jüngster Zeit entdeckte Seelenklasse[4]) stellt beim Kinde für sämtliche Sinnesgebiete einen seelischen *Einheitstypus* dar: wo wir Erwachsenen negative Nachbilder einerseits, Erinnerungs- und Vorstellungsbilder anderseits erleben, dort meldet sich auf der Lebensstufe des 5. bis 11. Jahres in beiden Fällen ein eidetisches Bild, hingegen fehlen unsere Erlebnisformen noch. Gestaltet sich im Anschluß an einen wahrgenommenen Reiz ein nachdauerndes eidetisches Bild aus, so vermag der Eidetiker hieran neue Einzelheiten, etwa Worte abzulesen, welche er während der Exposition am Original nicht bemerkte. Ebenso können eidetische Bilder ohne vorherigen Reiz frei aufsteigen, auch solche mit phantastischem Gehalt. Allen zahlenmäßigen Messungen nach stehen die in Vexierversuchen geprüften eidetischen Bilder in der Mitte zwischen den Werten für negative Nachbilder und

[1]) Die Literatur über die Aufmerksamkeit ist enzyklopädisch gesammelt bei H. Henning: Die Aufmerksamkeit. Wien: Urban & Schwarzenberg 1925.

[2]) Literatur bei Henning: Der Geruch, ein Handbuch usw. S. 196; Die Aufmerksamkeit S. 130ff., 202ff. — Wallenberg, A.: Anatomische Beiträge zu Problemen der Empfindung, Wahrnehmung und Beobachtung. Schriften d. Naturforsch. Ges. in Danzig N. F., Bd. 15 (3/4), 2. Teil, S. 17. 1922. — Holmgren: Zur Anatomie und Histologie des Vorder- und Zwischenhirns der Knochenfische. Acta zoologica 1920.

[3]) Henning, H.: Der Geruch, ein Handbuch usw. S. 308ff.; Die Aufmerksamkeit S. 150ff.

[4]) Literatur bei H. Henning: Der Geruch usw. S. 289ff. u. Psychologie der Gegenwart, 3. Kapitel.

für anschauliche Vorstellungen. Im optischen Felde *spaltet* sich diese ursprüngliche einheitliche Erlebnisform der Eidetik während der ersten Pubertät auf zu den uns Erwachsenen zugänglichen Erlebnisformen einerseits des negativen Nachbildes, anderseits der Erinnerungs- und Vorstellungsbilder. Naturvölker und vereinzelte Angehörige der Kulturvölker, namentlich Künstler, bleiben zeitlebens Eidetiker. Im optischen Felde werden die eidetischen Bilder definiert:

„Subjektive optische Anschauungsbilder sind optische Gedächtnisbilder, die spontan oder willkürlich nach Betrachten eines Gegenstandes oder auch ohne vorausgegangene Betrachtung auftreten, die in ausgesprochenen Fällen ein Bild des Gegenstandes mit allen Einzelheiten und urbildmäßig gefärbt, zuweilen auch in komplementärer oder grauer Farbe wiedergeben, und die das Individuum buchstäblich sieht“[1]).

Mit gutem Recht benennt man die chemischen Sinne als „primitive“ oder „niedere Sinne“, denn anders wie Optik und Akustik *machen* sie jene seelische *Metamorphose* während der Pubertätszeit, welche den ursprünglichen und einheitlichen eidetischen Seelenbestand aufspaltet zu den Formen des negativen Nachbildes und Vorstellungsbildes, überhaupt *nicht mit*. Im Felde der niederen Sinne bleiben wir Erwachsenen also zeitlebens Eidetiker, wie die höheren Tiere, Kinder und Naturvölker auf der ganzen Linie, nur daß wir die eidetischen Reproduktionen stark zu hemmen gewohnt sind. Hier fehlt uns die Abstraktionsfähigkeit weitgehend, und hier können wir die eigentümliche Seelenstruktur sowie die eidetischen Gesetzmäßigkeiten an uns selbst studieren[2]).

Ein Hauptcharakteristicum der eidetischen Bilder liegt darin, daß sie einen erlebnismäßigen *Wirklichkeitseindruck* vermitteln, genau wie objektiv veranlaßte Wahrnehmungen oder manche Halluzinationen, gleichgültig, ob das eidetische Bild sich nun an objektive Expositionen als Nacherlebnis anschließt oder ohne solche freisteigend auftaucht. Bedeutsam ist ferner, daß eidetische Reproduktionen mit objektiv veranlaßten Wahrnehmungen *verschmelzen* und dabei eine regelrechte anschauliche Mischung ergeben, die als objektiv vorhanden imponiert. Außer den eidetischen Bildern mit ihrem Erlebnischarakter der vollen Wirklichkeit existieren rudimentäre Formen der Halb- oder *Hemieidetik*, welche keine selbständigen Reproduktionen hergeben, sondern nur umändernde Einschüsse in anderweitige Erlebnisse einschmelzen.

Aus diesem erlebnismäßigen Wirklichkeitscharakter der eidetischen Reproduktionen begreift sich leicht, daß an objektiv unrichtigem Ort auftauchende Bilder, z. B. anschauliche Nachgeschmäcke oder Nachgerüche, „wirklich“ schmecken und riechen, oder daß eidetisch „eingebildete“ Schmerzen genau so weh tun wie objektiv veranlaßte. Für die Medizin, besonders auch für die Nervenheilkunde ergeben sich damit ganz neue Perspektiven. Psychologisch erklären diese Verhältnisse den häufigen eigentümlichen Qualitätenwechsel bei auftretenden eidetischen Wirkungen.

Hierzu tritt noch als besondere Gesetzmäßigkeit, daß Erlebnisse der niederen Sinne besonders leicht in assoziative Verknüpfungen eingehen und reprodu-

[1]) Jaensch, E. R.: Über den Aufbau der Wahrnehmungswelt und ihre Struktur im Jugendalter. Leipzig: J. A. Barth 1923. — Jaensch, E. R.: Die Vorstellungswelt der Jugendlichen und der Aufbau des intellektuellen Lebens. Ebenda. — Jaensch, E. R.: Die Eidetik und die typologische Forschungsmethode. Leipzig: Quelle & Meyer 1925. — Kroh, O.: Subjektive Anschauungsbilder bei Jugendlichen. Göttingen: Vandenhoeck u. Ruprecht 1924. — Fischer, S. u. H. Hirschberg: Die Verbreitung der eidetischen Anlage im Jugendalter und ihre Beziehungen zu körperlichen Merkmalen. Zeitschr. f. Neurol. u. Psychiatrie Bd. 88. 1924. — Zeman, H.: Verbreitung und Grad der eidetischen Anlage. Zeitschr. f. Psychol. Bd. 96. 1924. — Jaensch, W.: Zur Physiologie und Klinik der psychophysischen Persönlichkeit. Berlin: Julius Springer 1925. — Henning, H.: Der Geruch. — Psychologie der Gegenwart. Berlin: Mauritius 1925.

[2]) Experimente und Gesetze bei Henning: Der Geruch, ein Handbuch usw. S. 289ff.

zierend wirken, wenn sie im *Hintergrunde* des Bewußtseins stehen[1]) während höhere Sinne solche Effekte nur ausüben wenn sie selbst sich im Vordergrund des Bewußtseins befinden. Die von niederen Sinnen so häufig erweckten Gefühle, Stimmungen und Affekte verraten deshalb ihr assoziatives Herkunftsmotiv nicht immer deutlich.

6. Die Gefühlswirkungen.

Die mit niederen Sinnen verknüpften und von ihnen erweckten Gefühle, welche meistens eine ungewöhnliche Stärke und Resistenz besitzen, entspringen aus zwei Quellen. Einmal aus der organischen Anlage des gesamten nervösen Systems, die sich den *biologischen* Ansprüchen gemäß ausbildete und anpaßte. Die zweite Quelle ist von *sozial-* und *völkerpsychologischer* Natur. So gibt es von Wasser und Milch an bis zum Wein, und vom Brot bis zu Fäkalien keine als Getränk, Speise, Kosmetikum oder Gebrauchsobjekt dienende Substanz, welche dem einen Volk nicht ebenso ekelhaft wie dem andern geschätzt wäre[2]). Es gibt schlechterdings nichts auf dieser Erde, was ein Volk nicht ebenso ekelerregend verabscheut, als ein anderes Volk es hochschätzt. Mitunter richten sich Ekel und Gefallen auch nach sozialpsychologischen Gruppen (Priesterstand, Kaste usw.). Die sozial- und völkerpsychologische Ausbildung des Gefühls zeigt deutliche Entwicklungsgesetze. Ein anfangs geschätzter Geruch und Geschmack (Pferdefleisch bei den alten Germanen, Schweinefleisch bei den alten Juden und vielen andern Völkern) wird an einem historischen Zeitpunkt tabuiert und damit dem profanen Gebrauch entzogen. Aus der Tabuierung kann sich einerseits unüberwindlicher Ekel und Abscheu, anderseits unbezwingliche Verehrung entwickeln, je nachdem eine negative oder positive Werthaltung hinzukommt. DiesesEntwicklungsprodukt geht durch Kulturtradition, Nachahmung und Suggestion auf spätere Menschengeschlechter über. Alle vom Beobachter angegebenen Gründe für den Abscheu sind hingegen nur ganz unwesentliche, nachträgliche Rationalisierungen, welche den Abscheu niemals hätten hervorrufen und begründen können. Die grundlegenden Entscheidungen über Lust und Unlust fielen in der Vorzeit; hierin herrschen die Toten stärker über uns als Lebende, welche nur geringere Abänderungen im Wege der Mode und einzelner Motive veranlassen können. Manche Völker lieben den Geruch von Knoblauch, andere hassen ihn. Viele Negerstämme bevorzugen den kadaverösen Geruch des verwesenden Fleisches, vor dem sich der Europäer ekelt. Im Orient wird Moschus den Speisen und Kuchen zugesetzt, was sie uns ungenießbar macht. Und einige Beispiele der historischen Veränderung: im Altertum benutzte man auch Bittermandelöl und Terpentin, in der Renaissance Baldrian und Pfefferminz als Parfüm. Während der Renaissance wurde Campher in großen Dosen als Speisegewürz verwendet.

Die sozialgenetischen und experimentalpsychologischen Gesetzmäßigkeiten würden hier zu weit führen[3]).

7. Die Verschmelzung.

Hinsichtlich der Verschmelzungsgesetze[4]) zeigt kein niederer Sinn Analogien zur Optik, eher zur Akustik. Nie ergibt sich aus zusammenfließenden Elementen etwas grundsätzlich Neues, sondern immer bezieht sich die einheitliche Mischung in ihrem anschaulichen Charakter auf die gewählten Komponenten. Hingegen

[1]) Henning, H.: Assoziationsgesetz und Geruchsgedächtnis. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 89, S. 38—80. 1922.

[2]) Überblick bei Henning: Der Geruch, ein Handbuch usw. S. 289ff.

[3]) Henning, H.: Der Geruch. S. 1—111.

[4]) Experimente und Gesetze vgl. Henning: Der Geruch, ein Handbuch usw. S. 374—399.

treten bei der Verschmelzung neue Ganzeigenschaften auf, welche gern den Vordergrund des Bewußtseins belegen. Außerdem verschmelzen die niederen Sinne untereinander viel leichter, als dies bei höheren Sinnen möglich wäre, und gerade aus der Innigkeit solcher Komplexverschmelzungen leiten sich die wissenschaftlichen Schwierigkeiten der Analyse her.

Treffend beschreibt Passy[1]) die Verschmelzung: „Mischt man etwa Citronenöl und Campher, so daß das eine oder das andere vorherrscht, so nimmt man in der Tat den einen oder den anderen Geruch wahr, aber man bemerkt, daß er verändert ist. Wenn die Dosen gut berechnet wurden, riecht man einen Geruch, der weder der eine, noch der andere ist, aber der sowohl den einen als den anderen enthält, und in dem ein geübter Geruchssinn vollkommen die beiden Komponenten wiedererkennt und unterscheidet." Oder in Zwaardemakers Worten: „Man meint in zusammengesetzten Parfümerien die einzelnen Riechstoffe nebeneinander wahrnehmen zu können, wenngleich nicht jeden einzelnen für sich, sondern zu einem sog. Mischgeruch vereinigt." Das Herausriechen und Unterscheiden einzelner Komponenten wird um so schwerer, je mehr Bestandteile der Mischgeruch enthält.

Verschmelzen mehrere Gerüche zu einer Mischung, welche sinnlich den Eindruck einer Einheit vermittelt, so enthält diese nicht nur die gewählten elementaren Komponenten in einheitlicher Einschattierung, sondern zugleich offenbaren sich neue Ganzeigenschaften. Fügt man Blütenölen das kadaverös riechende Indol hinzu, so kommt nicht lediglich diese Komponente herein, sondern zugleich wirkt das Ganze „schwer" und „lastend". Analog verwendet die Industrie Skatol u. a. Man setzt Caproylessigsäuremethyl- und -äthylester zu, um der Mischung einen feineren „abgerundeten" Charakter zu geben, Ambra und Moschus, um sie sinnlich „reicher" zu gestalten, Lavendel, um dem Ganzen einen Charakter des „Frischen" zu geben. Im Abschnitt 1 brachten wir einige Beispiele für den Wein. In chemischer Hinsicht werden diese Tatsachen von den Parfümeuren als Geschäftsgeheimnis bewahrt.

[1]) Passy, J.: Revue générale sur les sensations olfactives. L'année psychol. Bd. 2, S. 400. 1896.

Phonoreceptoren.

Das äußere und mittlere Ohr und ihre physiologischen Funktionen.

Von

Ernst Mangold

Berlin.

Mit 9 Abbildungen.

Das äußere und mittlere Ohr bilden den bei dem normalen Hören hauptsächlich in Betracht kommenden Zugang und Übertragungsapparat für die akustischen Reize auf das innere Ohr, dessen Endapparat die Reize in Nervenerregung umsetzt. Aber auch ohne äußeres und mittleres Ohr ist Hörfunktion möglich, wobei dann der Luft- oder Bodenschall durch Knochen- und Körperleitung dem inneren Ohre zugeführt wird. Auf die verschiedenen Wege der Schallübertragung wird noch im Zusammenhange besonders einzugehen sein (s. S. 433).

A. Das äußere Ohr,

bestehend aus Ohrmuschel und äußerem Gehörgange, stellt ein allenthalben von der Außenluft berührtes System dar, das durch die es erfüllende Luftmasse und durch die Kontinuität seiner Wandung geeignet ist, den Schall sowohl durch die Luftleitung wie durch Gewebeleitung (Knorpel- und Knochenleitung) dem mittleren Ohr zuzuführen (s. S. 433).

I. Die Ohrmuschel

spielt für das Gehör des Menschen keine besonders bedeutungsvolle Rolle. Sie ist bei ihm ein rudimentäres Organ und hat durch die Verkümmerung ihrer Muskeln, deren beim Neugeborenen noch vorhandene Querstreifung später schwindet[1]), zugleich mit ihrer Beweglichkeit zum größten Teil auch die Funktion eingebüßt, die ihr bei manchen Tieren neben anderen Ohrmuschelreflexen[2]) noch zukommt, nämlich die der Schallverstärkung und der Mithilfe zur Bestimmung der Schallrichtung. Wenn wir z. B. beim Pferde das lebhafte Spiel der Ohren beobachten, die hier noch durch 17 Muskeln beweglich sind, so kann es keinem Zweifel unterliegen, daß sie hier als Schalltrichter hin und her gedreht

[1]) Zitiert. nach Kessel: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 18, S. 128. 1882.

[2]) Siehe E. Mangold: Gehörssinn und statischer Sinn, in Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. Bd. IV, S. 924. 1913.

werden, bis die Öffnung der Schallquelle zugewendet und zugleich die größtmögliche Stärke und die Richtung des Schalles eingestellt ist[1]), ein Prinzip, das bekanntlich bei der Ortsbestimmung feindlicher Flieger technische Verwertung fand.

Beim Menschen wird die Fähigkeit zur *Lokalisation des Schalles* durch Kopfbewegungen gewährleistet, durch die das binaurale Hören mit dem monauralen vertauscht und unter Vergleichung der Schallintensitäten der Kopf in die Richtung des Intensitätsmaximums eingestellt wird, die nach Kessels[2]) Versuchen mit der Gehörgangsachse zusammenfällt. Nach Kessel lassen sich an der menschlichen Ohrmuschel fünf anatomisch voneinander abgrenzbare Hörbereiche unterscheiden, die bei ruhiger Kopfhaltung den Schall in verschiedener Stärke dem Ohre zuführen oder bei Bewegungen des Kopfes Intensitätsschwankungen verschiedenen Grades hervorrufen[2]).

Die *Bewegungsfähigkeit der Ohrmuscheln* ist beim Menschen nur noch selten erhalten; bekanntlich können aber doch manche die Ohren willkürlich bewegen, und diese Fähigkeit durch Übung steigern, oft freilich nur zugleich mit der ganzen Kopfhaut. Auch reflektorische Ohrmuschelbewegungen, wie sie gelegentlich beim Ausspritzen des Gehörganges beobachtet werden[3]), beweisen noch Reste einer Funktion einiger der neun dem Menschen verbliebenen Ohrmuschelmuskeln.

Die Beziehung der Ohrmuschel zur Schallrichtung wird auch dadurch erwiesen, daß der Unterschied in der Deutlichkeit des Hörens aus verschiedenen Richtungen bei Ausschaltung der Ohrmuschel durch Einstecken einer Röhre in den Gehörgang aufgehoben wird (Kessel: l. c.). Es ist klar, daß die Ohrmuschel besonders den von hinten herkommenden Schall abdämpft. Wenn Franke[4]), nach den mit weniger deutlichem Ergebnis ausgefallenen Versuchen von Küpper und Münnich, der Ohrmuschel eine Rolle für die Beurteilung der Schallrichtung ziemlich abspricht, diese vielmehr als ein Ergebnis der Erfahrung erklärt, so muß doch auch diese Erfahrung eben ihr Werkzeug haben, wozu offenbar auch die Ohrmuschel gehört.

Der Einfluß der Ohrmuschel auf die Hörschärfe ist durch Versuche mit Ausschaltung der Ohrmuschel durch Ausstreichen mit Wachs (Schneider) oder Brotteig (Rinne) erwiesen, wonach sich eine, wenn auch geringe und wieder bei verschiedenen Schallrichtungen verschiedene Beeinträchtigung des Hörvermögens ergab[5, 6]). Dies hängt mit der *Bedeutung der Ohrmuschel für die Sammlung des Schalles* zusammen, die ihrerseits wieder durch die Größe und anatomische Konfiguration der Ohrmuschel sowie durch ihren Ansatzwinkel am Kopfe bedingt wird.

Dies geht zunächst aus der Tatsache hervor, daß sich die Hörschärfe durch Vergrößerung der Ohrmuschel mittels der angelegten Hohlhand verbessern läßt, wie es die Schwerhörigen auszunutzen pflegen; hierdurch wird zugleich die auffangende Fläche vergrößert und der Ansatzwinkel des Ohres günstiger gestaltet. Daß dieser nicht gleichgültig ist — er schwankt beim Menschen etwa

[1]) Mangold, E.: Unsere Sinnesorgane und ihre Funktion. 2. Aufl. Leipzig: Quelle & Meyer 1919.

[2]) Kessel: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 18, S. 128. 1882.

[3]) Politzer: Lehrb. d. Ohrenheilk. 1901.

[4]) Franke: Passow u. Schaefers Beitr. z. Anat. usw. d. Ohres Bd. 6, S. 219. 1913.

[5]) S. auch K. L. Schäfer,: Nagels Handb. d. Physiol. Bd. III, 2, S. 548. 1905 u. Hensen: Hermanns Handb. d. Physiol. Bd. III, 2, S. 23. 1880.

[6]) Siehe K. L. Schäfer: Zur Methodik der Untersuchung der Funktion der Ohrmuschel, in Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmethoden, Abt. V, Teil 7, Heft 3, Liefg. 105, S. 567. 1923.

zwischen 25 und 45°[1]) —, ergibt sich aus verschiedenen Versuchen, bei denen sich die stark abstehenden Ohren[2]) und besonders ein Winkel von 40—45° als am günstigsten herausstellte, so daß ein günstiger Ansatzwinkel auch den Nachteil eines zu schmalen und flachen Ohres ausgleichen kann[3]). Als besonders geeignete *Form der Ohrmuschel* für die Sammlung der Schallwellen hat sich die tief ausgehöhlte erwiesen[3]).

Bei der Annäherung der Handflächen an die Ohrmuschel werden übrigens nach Urbantschitsch[4]) auch je nach der Stellung der Handflächen einzelne hohe oder tiefe Töne eines Geräusches durch Resonanz verstärkt herausgehört.

Dagegen ist die ältere Auffassung als überwunden zu betrachten, daß die Schallwellen nach mehreren Reflexionen schließlich alle in den Gehörgang geworfen würden, da nach Mach bei dem Mißverhältnis zwischen den Dimensionen des Ohres und der Länge der Schallwellen wenigstens bei den tiefen und mittleren Tönen von einer *Reflexion durch die Ohrmuschel* keine Rede sein kann[3]).

Auch die angebliche *Beeinflussung der Klangfarbe durch die Ohrmuschel* entbehrt nach neueren Versuchen der Begründung[5]). Wohl aber kommt natürlich eine *Leitung der Schallwellen durch die Ohrmuschel* als Teilerscheinung der Gewebeleitung des Schalles in Betracht, wie schon Johs. Müller[6]) nachwies, da eine vor dem Ohre verklungene Stimmgabel beim Aufsetzen auf die Ohrmuschel wieder gehört wird (s. a. S. 433).

Ganz besonders ist noch die *mechanische Schutzwirkung der Ohrmuschel* zu nennen, durch die die Öffnung des Gehörganges und damit auch das mittlere und innere Ohr vor Schädigung durch eindringende Fremdkörper, Staub, Insekten geschützt wird, die sich teils in den Furchen der Muschel fangen, teils durch die deckende Platte des Tragus zurückgehalten werden[5])[7]).

Der Tragus läßt sich auch am wirksamsten, noch sicherer als das Einstecken eines Fingers, zum *akustischen Verschlusse des Gehörganges* benutzen[8]).

II. Der äußere Gehörgang.

Daß der *Verschluß des Gehörganges* die Hörfähigkeit sehr wesentlich herabsetzt, war schon den Alten bekannt (Odysseus bei den Sirenen), er hebt aber nur die direkte Luftleitung zum Trommelfell auf, während die Kopfknochenleitung auch für den Luftschall bestehen bleibt. Der Erfolg der eintretenden Schwerhörigkeit zeigt zugleich, welche überragende Bedeutung dem *Gehörgang als Schalleitungsrohr* für das normale Hören zukommt. Daß hierbei, wie Politzer[9]) annimmt, infolge der Krümmung des Ganges eine Reflexion der Schallwellen an seinen Wänden zustande kommt, die zu einer teilweisen Vernichtung von Schallwellen und dadurch zu einer geringen Abschwächung des Schalles führt, spielt nach dem vorhin über die Reflexion an der Ohrmuschel Gesagten wohl kaum eine Rolle, so wird auch von Bernstein[10]) eine fast ungeschwächte Schall-

[1]) Gad: Schwartzes Handb. d. Ohrenheilk. Bd. I, S. 337. 1892.
[2]) Buchanan: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1828, S. 488.
[3]) Franke: Passow u. Schaefers Beitr. z. Anat. usw. d. Ohres Bd. 6, S. 238. 1913.
[4]) Urbantschitsch: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 89, S. 594. 1902.
[5]) Franke: Passow u. Schaefers Beitr. z. Anat. usw. d. Ohres Bd. 6, S. 240. 1913.
[6]) Müller, J.: Handb. d. Physiol. 1840.
[7]) Mangold, F.: Unsere Sinnesorgane und ihre Funktion 2. Aufl. S. 88. Leipzig: Quelle & Meyer 1919.
[8]) Spangenberg: Passow u. Schaefers Beitr. z. Anat. usw. d. Ohres Bd. 6, S. 121. 1913.
[9]) Politzer: Lehrb. d. Ohrenheilk. 1901.
[10]) Bernstein: Die fünf Sinne des Menschen. Leipzig: Brockhaus 1875.

fortpflanzung angenommen. Erst bei sehr hohen Tönen kommt, wie HELMHOLTZ[1]) hervorhebt, die Länge des Gehörgangs einer Viertelwellenlänge nahe, wodurch eine *Resonanz* auftritt, die hohe Töne verstärkt. Nach den Untersuchungen verschiedener Autoren[2]) liegt der *Eigenton des Gehörganges* etwa bei c^4 bis c^5 bzw. g^6. Auf diese Verstärkung sind vielleicht die unangenehmen Empfindungen zurückzuführen, die solche hohen Töne oft begleiten.

Die Weite des Gehörganges hat auf seine akustische Bedeutung anscheinend keinen Einfluß[3]). Wohl aber der in ihm herrschende *Luftdruck*, da nach KESSEL[4]) bei Druckvermehrung eine Abschwächung aller Töne, am stärksten der tiefsten Töne, und bei Druckverminderung Abschwächung der tiefsten und weiter bis c^4 und Verstärkung der höheren von c^4 an stattfindet, eine Erscheinung, die wohl durch den Einfluß auf die Spannung des Trommelfells zu erklären ist.

Der *Luftdruck im äußeren Gehörgange* ist normalerweise mancherlei Schwankungen unterworfen, die mit einem Gehörgangsmanometer sichtbar gemacht[5]) oder auch photographisch registriert[6]) werden können und die durch verschiedenartig bedingte Bewegungen des Trommelfells als pulsatorische Schwankungen,

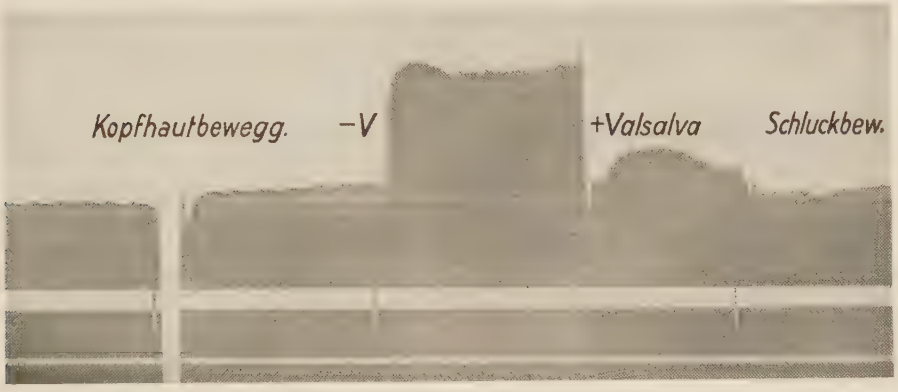


Abb. 66. Luftdruckschwankungen im Gehörgange bei Kopfhautbewegung, negativem und positivem Valsalva und Schluckbewegung; auch pulsatorische Schwankungen deutlich. Photomanometrische Registrierung, nach MANGOLD. Methodik s. S. 424.

aber auch durch die pulsatorischen Volumenänderungen des Gehörganges selbst[7]) verursacht werden können (Abb. 66). Neben der Bedeutung für die Luftleitung und auch für die Gewebeleitung (s. S. 434) ist hauptsächlich die *Schutzfunktion des Gehörganges* hervorzuheben. Infolge seiner Krümmung und Verengerung ist im allgemeinen kein Punkt des Trommelfells von außen her in gerader Linie erreichbar, so daß es vor unmittelbaren Schädigungen geschützt ist. Als eine schützende Einrichtung erscheint auch die Absonderung des *Ohrenschmalzes*, die als klebriger Schutzring das Eindringen von Fremdkörpern, Staub, Insekten, Bakterien in hohem Maße verhütet; im gleichen Sinne auch die feine *Behaarung* des Gehörganges; als *Wärmeschutz* für das Mittelohr auch die annähernd gleich-

[1]) HELMHOLTZ: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 1, S. 1. 1868.
[2]) SCHÄFER, K. L.: Zitiert auf S. 407. — POLITZER: Lehrb. d. Ohrenheilk. 1901.
[3]) KÖRNER, O.: Lehrb. d. Ohrenkrankh. 1909.
[4]) KESSEL: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 18, A. 145. 1882.
[5]) POLITZER: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 1, S. 59. 1864.
[6]) MANGOLD, E.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 149, S. 539. 1913.
[7]) LUCAE: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 1, S. 96. 1864.

bleibende, etwa 0,2—0,3° mehr als diejenige der Achselhöhle betragende Temperatur in der Tiefe des Ganges.

Auch mit *reflektorischen Schutzeinrichtungen* ist der Gehörgang versehen. Die hochgradige Empfindlichkeit, die zu Abwehrbewegungen bei Berührung der Gehörgangswand führt, verdankt er dem Nervus auriculotemporalis trigemini und dem auricularis vagi, welch letzterer wohl auch bei Berührung des Ganges den sog. Ohrhusten und das in seltenen Fällen hierdurch sogar ausgelöste Erbrechen vermittelt.

B. Das mittlere Ohr

bildet die Verbindung zwischen dem äußeren und inneren Ohr, ist gegen letzteres durch die Membranen des ovalen und runden Fensters abgeschlossen, umfaßt die Gehörknöchelchen und Binnenmuskeln der Paukenhöhle und steht durch die Tuba Eustachii mit dem Rachenraum in Verbindung.

Aus diesem komplizierten Aufbau des Mittelohres aus den verschiedenartigsten Gebilden ergeben sich sehr mannigfaltige Möglichkeiten für die physiologische Bedeutung des Mittelohres und seiner einzelnen Teile für das Hören. Die Kleinheit dieser Teile, die Unzugänglichkeit der Paukenhöhle, die Unmöglichkeit, ihre einzelnen Gebilde während der normalen Funktion frei zu beobachten oder ohne Verletzung des normalen Zusammenhanges mit experimentellen Methoden zu untersuchen, hat es mit sich gebracht, daß nur wenige Teilfunktionen des Mittelohres überhaupt experimentell untersucht werden konnten. Daher sind auch die grundlegenden Anschauungen über die Beteiligung dieses Systems an der Hörfunktion zum weitaus größten Teile lediglich als Ergebnisse theoretischer Überlegungen und auch physikalisch-mathematischer Berechnungen gewonnen, die ihrerseits wieder von den morphologischen Verhältnissen ausgehen und bis jetzt nur zu einem kleinen Teile durch das physiologische Experiment gestützt werden konnten.

Aber selbst die anatomischen Grundlagen waren zum Teil ungenügend fundiert; daher mußten selbst Anschauungen, die dem Fleiß und Genie eines Helmholtz, dem wir die eingehendste und grundlegendste Darlegung der Mittelohrfunktion verdanken[1]), entsprangen, wie die vom Hammer-Amboßgelenk als Sperrgelenk, nachdem man viele Jahrzehnte lang fest daran geglaubt, wieder aufgegeben werden (s. S. 416).

Ja, es haben der Mangel des physiologischen Experiments und das Überwiegen rein theoretischer Betrachtungen, die erst neuerdings auf eine exakte Basis gestellt wurden (O. Frank, s. u. S. 418), dazu geführt, daß unterdessen Stimmen laut wurden, die dem Mittelohrapparat die ihm zunächst immer als selbstverständliche Hauptfunktion zugeschriebene *Bedeutung für die Schalleitung* zum inneren Ohr abzusprechen und ihm nur eine *druckregulierende Schutzfunktion* für das innere Ohr zuzuerkennen geneigt sind, die freilich ihrerseits auch wieder der Hörfunktion zugute kommen muß.

Zum Teil hängt dies zusammen mit den Erfahrungen der Otologen, die in steigendem Maße auf die Bedeutung der Knochenleitung und selbst auf eine direkte Erregbarkeit der Hörnervenfasern für den akustischen Reiz (Wittmaack) hinweisen, vor allem auch die Hörfähigkeit des Menschen bei totaler Zerstörung des Mittelohrapparates in immer zahlreicheren Fällen beobachten. Zum andern Teile sind es auch wieder theoretische Erwägungen auf Grund von vergleichend anatomischen Befunden, die zur Vorsicht dagegen mahnen, beim Menschen den

[1]) Helmholtz: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 1, S. 1. 1868.

Mittelohrapparat für die Schalleitung als besonders wichtig anzusehen (H. Beyer, s. u. S. 432).

An anderer Stelle habe ich ausgeführt[1]), wie die *Schalleitung durch das Mittelohr* vom allgemein physiologischen Standpunkte aufzufassen ist, und hervorgehoben, daß es sich hier um eine *echte Reizleitung*, im Gegensatze zur Erregungsleitung, handelt. Das Trommelfell und die anderen Stellen, auf die wir noch in dem Schema auf S. 434 zurückkommen und an denen die erste Berührung der lebenden Gebilde des Organismus mit dem reizenden Agens, den Schallwellen, stattfindet, nimmt als „*Suszeptionsort*" den Reiz auf und erfährt durch diesen eine rein physikalische Veränderung, die nicht an Lebensvorgänge gebunden ist und in gleicher Weise auch am toten Präparat erfolgen kann. Von hier wird der physikalische Reiz noch als solcher weitergeleitet, unbeschadet der Veränderungen, die er dabei durch Verringerung der Amplitude usw. erfährt, und zwar zum „*Rezeptionsort*", als derjenigen Stelle, an der — im inneren Ohre — die Umwandlung des Reizes in *Erregung* erfolgt. Die akustische Reizleitung verbindet auf diese Weise den Suszeptions- und Rezeptionsort, die bei dem Gehörorgane nicht miteinander identisch sind.

I. Das Trommelfell

bildet den schützenden Abschluß des mittleren Ohres nach außen. Zugleich schließt es den äußeren Gehörgang trennend vom Mittelohr ab und erscheint geeignet, die Einwirkung von Luftbewegungen und Druckschwankungen im Gehörgange auf die Kette der Gehörknöchelchen und die Luft in der Paukenhöhle in irgendeiner Weise zu vermitteln.

Das Trommelfell ist eine etwa $^1/_{10}$ mm dicke und 8 : 10 mm große Membran, die hauptsächlich aus zwei Lagen feiner, aber derber Fäserchen besteht und durch diese sehnenartigen Fasern einen großen elastischen Widerstand gegen Dehnung erhält. Helmholtz[2]) hat zur Mechanik des Trommelfells die Anschauung entwickelt, daß die äußeren Radialfasern, die von dem Rande zum Nabel des Trommelfells gegen den Gehörgang konvex gewölbt sind, durch die inneren Ringfasern in ihrer bogenförmigen Krümmung erhalten werden, daß die Radialfasern durch ihre Spannungsänderungen die Schallerschütterungen auf den Hammergriff zu übertragen vermöchten, daß aber der Luftdruck das Trommelfell höchstens bis zur Streckung der Radiärfasern einwärts treiben könne, hierdurch das Labyrinth zugleich jedenfalls vor Extremen des Druckes geschützt werde. Während die Radiärfasern steif und nur biegungselastisch sind, sich isoliert also strecken, erweisen sich die Ringfasern dehnbar und elastisch, um immer gespannt zu bleiben, und bewirken nach einer Dehnung durch ihre elastische Zusammenziehung die Rückkehr des Trommelfells in seine Ruhelage, während die Radiärfasern dadurch, daß sie wieder gebogen werden müssen, die Schwingung dämpfen. Das Trommelfell soll seine charakteristische Form auch nach Ablösen des mit ihm verwachsenen Hammergriffes beibehalten[3]), auf dessen Anheftung sonst im Anschluß an Helmholtz meist die Spannung des Trommelfells zurückgeführt wird[4]). Das Trommelfell steht mit seiner oberen Hälfte fast in gleicher Richtung wie die obere Gehörgangswand, mit seiner unteren fast senkrecht zur Achse des Gehörganges. Seine *ungleichmäßige Spannung infolge der unregelmäßigen*

[1]) Mangold: Reiz und Erregung, Reizleitung und Erregungsleitung. Ergebn. d. Physiol. Bd. 21, S. 376. 1923.

[2]) Helmholtz: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 1, S. 1. 1868.

[3]) Gruber: Monatsschr. f. Ohrenheilk. 1877, Nr. 5; s. auch Gad: Schwartzes Handb. d. Ohrenheilk. Bd. 1. S. 319. 1892.

[4]) Siehe Schäfer: Nagels Handb. d. Physiol. Bd. III, 2, S. 551. 1905.

Trichterform und der Anheftung des Hammergriffes (s. Abb. 67) gestalten das Trommelfell strenggenommen zu einer Gruppe von Membranen von sehr verschiedener Beschaffenheit [Kessel[1])], so daß nach Kessel den einzelnen Partien ein selbständiges Verhalten dem Schalle gegenüber zukommt, indem die kürzesten Radiärfasern bei den höchsten Tönen mitschwingen und die längeren bei den tiefen Tönen.

Zugleich wird dadurch bedingt, daß das Trommelfell keine bestimmten Töne durch Resonanz verstärkt, da es durch die ungleiche Spannung der Sektoren nicht einen *Eigenton*, sondern *mehrere* besitzt oder vollends in Teilen schwingt [Waetzmann[2])], wobei die Spannungsänderungen durch die Kontraktionszustände des Trommelfellspanners, des Musculus tensor tympani, nach Köhler auch die Eigentöne noch beeinflussen[3]).

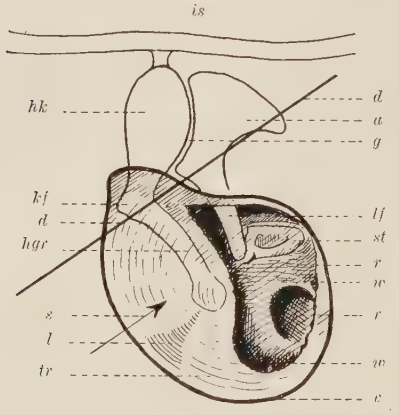


Abb. 67. Linkes Trommelfell des Menschen von außen, schematisch. *tr* das Trommelfell mit dem Griff des Hammers *hgr* verwachsen und oben mit dem kurzen Fortsatz des Hammers *kf* vorspringend. *l* der vom Trommelfell ausgehende Lichtreflex. *v* Rand des Trommelfells. In der hinteren Hälfte des Trommelfells ein großes Loch, von zackigem Rande (*w*) umgrenzt, durch welches die Wand der Paukenhöhle *p*, die Nische zum runden Fenster *r*, der mit der Steigbügelplatte im ovalen Fenster sitzende Steigbügel *st* und der mit dem Steigbügel gelenkig verbundene lange Fortsatz *lf* des Ambosses *a* sichtbar wird. *hk* der Hammerkopf, wie der Amboß *a* außer Bereich des Gesichtsfeldes in der Paukenhöhle. *g* Hammer-Amboßgelenk. *s* Richtung der Schallwellen. *d* Drehungsachse des Hammers bei Schalleinwirkung. *is* innere Schädelfläche.

Hiernach erscheint es auch zweifelhaft, ob das Trommelfell dem Schalle gegenüber als Ganzes funktioniert; die als Schwingungen angesehenen Trommelfellbewegungen bedeuten mechanische Verschiebungen, die sich aber nicht mit den Vorgängen beim Hören decken (Kessel: l. c.). Auch sind die Exkursionen des Trommelfells nach Helmholtz an der Hammergriffspitze dreimal so klein als in den Teilen zwischen dieser und dem Trommelfellrande.

Es ist auch vermutet worden, daß der Schall je nach seiner Richtung eine ganz bestimmte Stelle des Trommelfells trifft, ja daß es vielleicht einen „blinden Fleck" des Trommelfells gäbe, der in keinem Falle vom Schalle bestrichen würde [Weinland[4])]; es ist aber schon von Helmholtz geltend gemacht worden, daß der Gehörgangsquerschnitt zu klein ist, als daß vor verschiedenen Teilen des Trommelfells verschiedener Druck auftreten könnte, daß dieser vielmehr immer an der ganzen Fläche der gleiche sei und daß dadurch jede Möglichkeit einer je nach der *Schallrichtung* verschiedenen lokalen Erregung des Trommelfells ausgeschlossen werde.

In diesem Sinne wird auch von den einen der schrägen Stellung des Trommelfells in Anbetracht der kugelförmigen Schallausbreitung keine ungünstige Be-

[1]) Kessel: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 18, S. 148. 1882.
[2]) Waetzmann: Ann. d. Physik 1900, Nr. 5.
[3]) Köhler, W.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg., Psychol. Abt., Bd. 54, S. 262. 1910.
[4]) Weinland, E.: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 37, S. 199. 1895.

deutung für die Schallaufnahme zugeschrieben [Politzer[1])], während andere darin besonders für die Theorie der Schalleitung bei Tieren eine Schwierigkeit erblicken [Beyer[2])].

Die trichterförmige Gestalt des Trommelfells ist auch zur Erklärung der *Entstehung von subjektiven Kombinationstönen* herangezogen worden, als deren Ursprungsort Helmholtz das Trommelfell vermutet und mathematisch begründet. Nach K. L. Schaefer[3]) können dieselben indessen auch noch ohne Trommelfell gehört werden, wobei die bei solchen Patienten durchweg erschwerte Wahrnehmung derselben auch mit der allgemeinen Herabsetzung der Hörschärfe zusammenhängen oder aber auf die wegfallende Beteiligung des Trommelfells an ihrer Entstehung bezogen werden kann.

Für eine schalleitende Bedeutung des Trommelfells ist weiter auch die *Dämpfung* seiner Bewegungen durch die Belastung mit der angeschlossenen

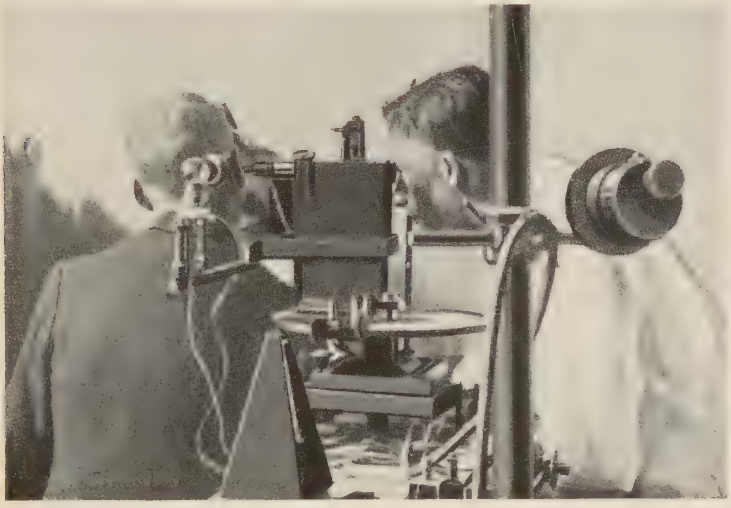


Abb. 68. Das Einthovensche Trommelfellmikroskop, nach Waar.

Kette der Gehörknöchelchen wichtig, da hierdurch störende *Nachschwingungen* vermieden werden.

Was nun die *Bewegungen des Trommelfells* betrifft, so können diejenigen gröberen Ausmaßes schon am Lebenden otoskopisch beobachtet werden. Mittels des Otostroboskops von Mach und Kessel[4]) können auch feinere Bewegungen durch die scheinbare Verlangsamung bei intermittierender Belichtung sichtbar gemacht werden. Ein neues Trommelfellmikroskop ist unlängst in Einthovens Institut entstanden[5]) (s. Abb. 68). Auf indirektem Wege gelang schon Berthold[6]) in Helmholtz' Institut, später im v. Kriesschen Institut auch Nagel und Samojloff[7]), die optische Darstellung der durch Schalleitung zu den Kopfknochen erzeugten Trommelfellbewegungen am Lebenden mittels einer unter

[1]) Politzer: Lehrb. d. Ohrenheilk. 1901.
[2]) Beyer, H.: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 78, S. 14. 1909.
[3]) Schaefer: Passow u. Schaefers Beitr. z. Anat. usw. d. Ohres Bd. 6, S. 217. 1913.
[4]) Siehe Lucae: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 53, S. 39. 1901; Bd. 54, S. 274. 1902.
[5]) Waar: Acta otolaryngologica Bd. 5, S. 335. 1923 (Stockholm: Norsted u. Soner).
[6]) Berthold: Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 6, Nr. 3. 1872.
[7]) Nagel u. Samojloff: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1898, S. 505.

Einschaltung des Gehörganges gespeisten Gasflamme in Gestalt von Flammenbildern. Nagel und Samojloff konnten so die Trommelfellbewegung am Präparat auch bei Singen, Sprechen und Flüstern vor dem Gehörgange nachweisen. Politzer[1]) übertrug die Trommelfellbewegung sowohl am Präparat durch die Paukenhöhle auf ein Labyrinthmanometer[2]) als auch in C. Ludwigs Laboratorium am Lebenden auf ein kleines, in den äußeren Gehörgang eingesetztes Manometer[3]). Er konnte dabei sowohl *respiratorische wie pulsatorische Schwankungen* beobachten, welch letztere Lucae[4]) auf die Volumänderungen der Gehörgangswand zurückführt, während er für die Atmungsbewegungen bei den meisten Versuchspersonen eine positive Schwankung bei der Inspiration und negative bei Exspiration, bei anderen Personen die umgekehrte Bewegung feststellte, Bewegungen, die nur bei durchgängiger Tube auftreten, daher also offenbar durch die Einbeziehung der Paukenluft in den Atmungsstrom bedingte Trommelfellbewegungen anzeigen.

Wojatschek[5]), der als Manometer[6]) ein gerades Glasröhrchen benutzte und die Bewegungen eines darin befindlichen Alkoholtropfens photographisch registrierte, fand nach Lufteinblasung in die Paukenhöhle beim Katheterismus der Tube ein Zurückbleiben des Trommelfells nur in krankhaften Fällen und konnte so einen *Tonus des Trommelfells* nachweisen als das Bestreben, in der normalen Lage zu verharren oder in sie zurückzukehren, wobei auch der Tensor tympani beteiligt schien. Hiergegen kann aus otoskopischen Beobachtungen von Mangold[7]) geschlossen werden, daß doch auch in normalen Fällen das Trommelfell z. B. nach positivem Valsalva nicht sofort in seine Anfangslage zurückkehrt; denn die Einziehung desselben durch willkürliche Tensorkontraktionen erwies sich hiernach als ergiebiger wie ohne vorausgehende Auswärtswölbung des Trommelfells durch den Valsalvaschen Versuch.

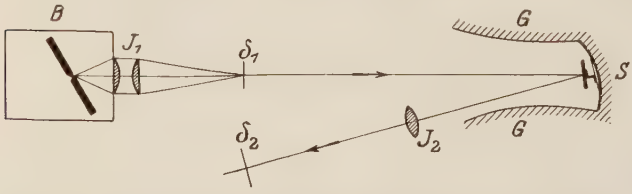


Abb. 69. Köhlersche Anordnung zur Aufnahme von Schallkurven vom Trommelfell beim lebenden Menschen. *B* Bogenlampe. J_1 Kondensorlinse. J_2 Sammellinse. S_1 und S_2 Spalte. *S* Trommelfell mit Spiegel. *GG* Gehörgang.

Mangold[7]) benutzte auch eine photomanometrische Methode, um die durch die Trommelfellbewegungen bei der willkürlichen und reflektorischen Tensorfunktion wie bei Druckänderung in der Paukenhöhle durch den Valsalvaschen Versuch oder beim Schluckakt bedingten Druckschwankungen im Gehörgange in photographischen Kurven zu registrieren (s. Abb. 66). Auch mit der Marbeschen Rußringmethode erhielt er typische Bilder, aus denen besonders auch auf die Frequenz der Vorgänge geschlossen werden konnte.

Mit einer besonders empfindlichen Methode gelang es W. Köhler[8]), die Bewegungen des Trommelfells am Lebenden nach Aufkleben eines Spiegelchens

[1]) Politzer: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien, Abt. 2, Bd. 43, S. 427. 1861.
[2]) Politzer: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 1. 1864.
[3]) Politzer: 1860, s. Lehrb. d. Ohrenheilk. 1901.
[4]) Lucae: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 1, S. 96. 1864.
[5]) Wojatscheck: Passow u. Schaefers Beitr. z. Anat. usw. d. Ohres Bd. 2, S. 98. 1909.
[6]) S. auch K. L. Schaefer: Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmethoden, Abt. V, Teil 7, Heft 3, Liefg. 105, S. 583. 1923.
[7]) Mangold, E.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 149, S. 539. 1913.
[8]) Köhler, W.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg., Psychol. Abt., Bd. 54, S. 241. 1910; Dissert. Berlin 1909; Dtsch. med. Wochenschr. Jg. 36, S. 1153. 1910.

auf dasselbe durch kymophotographische Aufnahme des von diesem zurückgeworfenen Reflexes zu registrieren (s. Abb. 69). Hierbei ließen sich sowohl ein *pulsatorisches Zucken des Trommelfells* wie auch die *Lageänderungen der Membran* bei akustischer Einwirkung feststellen, die durch Tensorfunktion bedingt werden. Von weit größerer Bedeutung aber waren die Aufnahmen, bei denen die *Schallschwingungen des Trommelfells* beim Erklingen verschiedener musikalischer Töne von verschiedener Höhe, Stärke und Klangfarbe, auch Schwebungen beim Erklingen benachbarter Stimmgabeln, ferner die Schwingungen beim Ertönen verschiedener Vokale (s. Abb. 70) festgehalten und die hierdurch entstandenen Kurven der Analyse zugänglich gemacht werden konnten.

Abb. 70. Vokalkurve (oben) und Stimmgabelkurve ($c = 512$) vom Trommelfell beim Lebenden, nach Köhler.

Diese Versuche zeigen auch wohl die Grenze der methodischen Leistungsfähigkeit und die Tatsache, daß die registrierbaren Trommelfellschwingungen nicht ausreichen, um die Übertragung aller Einzelheiten eines Schalles zu erklären. In diesem Sinne könnten sie auch gerade jener Anschauung zur Stütze dienen, die dem Mittelohrapparat nur eine untergeordnete Bedeutung für die Schallzuleitung zum inneren Ohre zuschreibt.

II. Die Gehörknöchelchen,

Hammer, Amboß und Steigbügel, sind hinsichtlich ihrer physiologischen Funktion fast immer unter dem Gesichtspunkte betrachtet worden, daß ihre Kette der *Schalleitung vom Trommelfell zum Labyrinthe* dient. Wir wollen hier zunächst auch davon ausgehen. Man faßt sie als eine zwangsläufig verbundene Kette auf, die die Trommelfellbewegungen wie durch einen Storchschnabel verkleinert, aber entsprechend verstärkt, überträgt. Die Theorie dieses Mechanismus hat Helmholtz[1]) in jener berühmten Arbeit, die das größte physiologische Archiv einleitete, auf Grund von Untersuchungen an Präparaten vom menschlichen Gehörorgan und von Modellversuchen ins Einzelne gehend entwickelt. Was die *Art der Schalleitung* angeht, so hat Helmholtz gegenüber Johs. Müller die Anschauung von Ed. Weber (1851) neu und endgültig begründet, daß der Schall sich durch diesen Leitungsapparat *nicht molekular* in Form von Verdichtungs- und Verdünnungswellen fortpflanzt, daß vielmehr die Gehörknöchelchen wie die Labyrinthflüssigkeit eine nur *im ganzen zu bewegende Masse* bilden. Da die Dimensionen dieser Körper nur sehr kleine Bruchteile der Wellenlängen der gewöhnlich vorkommenden Töne betragen, so erleiden die Teilchen dieser kleinen Massen bei Tönen nur verschwindend kleine Verschiebungen, im Vergleich zur Amplitude der Schallschwingungen, sie bewegen sich also wie feste Körper, und die Einwirkung verbreitet sich augenblicklich durch die ganze Masse. Für die tiefen und mittleren Töne gilt dies auch für die Luft in der Paukenhöhle wie für die des Gehörganges. Selbst wenn es möglich wäre, die Gehörknöchelchen in stehende Schwingungen zu versetzen, so würden diese nur enorm hohe, nicht mehr wahrnehmbare Töne geben.

Diese Auffassung wird heute, bis auf vereinzelte Ausnahmen[2]), längst von allen Autoren geteilt und ist von manchen erneut bestätigt worden, so von Schultze[3]), der auch besonders betont, daß diese Teile dabei als Ganzes im wesent-

[1]) Helmholtz: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 1, S. 1. 1868.
[2]) Dennert: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 78, S. 197. 1909.
[3]) Schultze, F. A.: Passow u. Schaefers Beitr. z. Anat. usw. d. Ohres Bd. 4, S. 161. 1911.

lichen *in Transversalschwingungen* versetzt werden, vielleicht aber auch Longitudinalschwingungen vorkämen, während Bernstein[1]) für die Gehörknöchelchen allein transversale Schwingungen für möglich hält. Die Gehörknöchelchen bilden also einen mehr oder minder in sich festen *Hebelapparat;* insbesondere Hammer und Amboß einen Winkelhebel, dessen *Drehungsachse* vom Processus folianus des Hammers zur Spitze des kurzen Amboßfortsatzes hinüberläuft (s. Abb. 67). Wenn das Trommelfell und mit ihm der Hammergriff einwärts bewegt wird, so gehen die oberhalb dieser Achse befindlichen Teile, Hammerkopf und Amboßkörper, auswärts, während der lange Ambeßfortsatz die Einwärtsbewegung mitmacht und durch den Steigbügel auf dessen Fußplatte und die Membran des ovalen Fensters überträgt. Dabei beträgt nach Helmholtz die Exkursion des Amboßstieles nur zwei Drittel von derjenigen des Hammergriffes und wird der Druck des Amboßstiels auf den Steigbügel $1^1/_2$mal so groß als die gegen die Spitze des Hammergriffes wirkende Kraft. Der Hammer wird durch zwei Bandfaserzüge, die ihn mit der Wand der Paukenhöhle verbinden und zusammen ein „Achsenband" bilden, auch nach Ablösung des Ambosses in seiner natürlichen Stellung gehalten; er kann dann neunmal größere Exkursionen ausführen als mit Amboß.

Eine besondere Beachtung hat Helmholtz dem Hammer-Amboßgelenke geschenkt, dessen Mechanismus seiner Auffassung entsprechend in dem Helmholtzschen Modell vom Mittelohre allgemein bekannt geworden ist. Er vergleicht dies Gelenk mit einem Uhrschlüsselgelenke und sieht in seiner Sperrkante mit den Sperrzähnen eine Vorrichtung, die eine Einwärtsbewegung des Hammers nur unter Mitnahme des Ambosses, eine Auswärtsbewegung aber unter Zurückbleiben des Ambosses gewährleistet, da im letzteren Falle die Gelenkflächen auseinanderweichen können. Hierdurch sollte bei Schalleinwirkung das Mitgehen des Ambosses, der dann mit dem Hammer ein untrennbares Ganze bildet, gesichert sein, bei eventueller Drucksteigerung in der Paukenhöhle und beträchtlicher Auswärtstreibung des Trommelfells und Hammers dagegen das Mitgehen des Ambosses verhütet werden, das die Gefahr der Herausreißung des Steigbügels aus dem ovalen Fenster und hierdurch einer Schädigung des inneren Ohres bedingen würde. Erst nach Trennung des Steigbügels vom Amboß sollte dieser die Bewegung des Hammers und Trommelfells in beiden Richtungen mitmachen können.

Schon vor Helmholtz hatte Hermann Meyer[2]) das gleiche Prinzip dieses Mechanismus auf Grund der Gelenkform aufgestellt und auch jene gemeinsame Achse für Hammer und Amboß bei ihrer Einwärtsbewegung in gleicher Weise bezeichnet.

Dieser *Sperrgelenkmechanismus*, den Helmholtz an zum Teil nicht mehr frischen Präparaten vom menschlichen Mittelohre feststellen zu können glaubte, ist nun von mehreren Seiten bestritten worden. Goebel[3]) und Frey[4]) fanden, daß Amboß und Hammer einander so mit ihren Gelenkflächen umfassen, daß der Amboß dem Hammer sowohl bei Ein- wie Auswärtsbewegung folgen muß, daß er sogar bei der Einwärtsbewegung mehr hinter dem Hammer zurückbleibt als bei der Auswärtsbewegung, daß sich hieran auch durch Entfernung des Stapes nichts Wesentliches ändere. Jene Schutzfunktion, die ein exzessives Auswärtsrücken der Kette verhindere, sei, abgesehen von dem Halte, den die Tensor-

[1]) Bernstein: Die fünf Sinne des Menschen, S. 182. Leipzig: Brockhaus 1875.
[2]) Meyer, H.: Lehrb. d. physiol. Anat. Bd. I, S. 276. 1856; s. auch Lucae: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 45 S. 300. 1898.
[3]) Goebel: Passow u. Schaefers Beitr. z. Anat. usw. d. Ohres Bd. 4, S. 385. 1911.
[4]) Frey, H.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 139, S. 548. 1911.

sehne und die Ligamente schon nach HELMHOLTZ' Darstellung bieten, bereits dadurch gewährleistet, daß ein starker Druck in der Paukenhöhle zugleich die Stapesplatte gegen das ovale Fenster drücken müsse.

Daß ein solcher Sperrmechanismus als Schutzvorrichtung nicht unumgänglich notwendig ist, geht daraus hervor, daß nach FREY[1]) bei vielen Säugern eine Ankylose oder feste Verwachsung zwischen Hammer und Amboß besteht[2]), und daß er auch bei den Vögeln fehlt. Indem FRANK[3]) hierauf hinweist, vermißt auch er bei seinen eigenen Untersuchungen bis jetzt ein Anzeichen dafür, daß die Sperrvorrichtung im menschlichen Ohre wirke.

Das *Maß der Bewegung der einzelnen Gehörknöchelchen* ist an Präparaten mehrfach gemessen worden, wobei Glasfäden als Fühlhebel an die Knöchelchen befestigt oder die Schwankungen eines Labyrinthmanometers beobachtet wurden. So fand HELMHOLTZ als größte Werte der Steigbügelbewegungen $^1/_{14}$—$^1/_{18}$ mm. BEZOLD fand hierfür $^1/_{25}$[4]), wobei sich die Einwärtsbewegung zur Auswärtsbewegung wie 1 : 2,85 verhält, an der Spitze des Hammergriffes fand er dieses Verhältnis der Bewegungsmaxima wie 1 : 2,27, am unteren Ende des langen Amboßfortsatzes wie 1 : 2,18. Die Möglichkeit der Auswärtsbewegungen erwies sich also an allen diesen Stellen über doppelt so groß als die Einwärtsbewegung, wie auch das Trommelfell nach seinen Versuchen mit dem SIEGELschen Ohrtrichter eine größere Beweglichkeit nach außen als nach innen zeigte.

Mit Hilfe von angesetzten Fühlhebeln wurden die Schwingungen der einzelnen Teile des Mittelohres auch mehrfach, und so auch bei Zuleitung von Schallwellen, graphisch registriert (POLITZER, LUCAE). POLITZER[5]) und ebenso SCHMIDEKAM und BUCK[6]) fanden das Bewegungsausmaß des Hammers größer als das des Ambosses und dieses größer als das des Steigbügels, das BUCK zu 0,03 mm bestimmte. KÖHLER[7]) berechnete nach seinen photokymographischen Aufnahmen der Trommelfellbewegung am Lebenden die größte registrierte Exkursion der Hammerspitze in situ auf $^1/_{55}$ mm, hält diese indessen noch nicht für die maximale.

III. Das runde Fenster.

Über die Funktion des runden Fensters bei der Schalleitung bestehen zwei Ansichten. Nach der einen, viel weiter verbreiteten, der sich, wie wir gleich sehen werden, auch O. FRANK anschließt, dient es als Ausweichestelle[8]) für die bei Schallzuführung durch das ovale Fenster in Bewegung gesetzte Labyrinthflüssigkeit. BUCK[9]) und BURNETT[10]) konnten bereits in HELMHOLTZ' Laboratorium die Exkursionen der Membran des runden Fensters bei Schalleinwirkung vom Gehörgang auf das Trommelfell okularmikrometrisch messen und fanden sie größer (0,032—0,04 mm) als die der Steigbügelplatte (0,03). WEBER-LIEL[11]) beobachtete mikroskopisch nach Aufkleben eines Deckgläschens sehr ausgiebige

[1]) FREY, H.: Vergleichende Studien über die Hammer-Amboßverbindung der Säuger. Anat. Hefte 1911.

[2]) Siehe E. MANGOLD: Gehörssinn und statischer Sinn, in Wintersteins Handb. d. Physiol. Bd. 4, S. 927. 1913.

[3]) FRANK, O.: Sitzungsber. d. bayer. Akad. d. Wiss., Mathem.-phys. Kl. 1923, S. 72.

[4]) BEZOLD: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 16, S. 37. 1880.

[5]) POLITZER: Lehrb. d. Ohrenheilk. 1901.

[6]) BUCK: Arch. f. Augen- u. Ohrenheilk., Abt. 2, Bd. 1, S. 121. 1870.

[7]) KÖHLER, W.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg., Psychol. Abt., Bd. 54, S. 241. 1910; Dissert. Berlin 1909; Dtsch. med. Wochenschr. Jg. 36, S. 1153. 1910.

[8]) BEZOLD: Lehrb. d. Ohrenheilk. 1906.

[9]) BUCK: Arch. f. Augen- u. Ohrenheilk., Abt. 2, Bd. 1, S. 121. 1870.

[10]) BURNETT: Arch. f. Augen- u. Ohrenheilk., Abt. 2, Bd. 2, S. 64. 1872.

[11]) WEBER-LIEL: Monatsschr. f. Ohrenheilk. 1876, zitiert nach BEZOLD.

Bewegungen der Membran bei Druckänderungen in der Paukenhöhle von der Tube her; Bezold[1]) ebenso mittelst des Labyrinthmanometers (Politzer). Obgleich er aber die Bewegungen im Labyrinthmanometer bei Druckänderungen in der Paukenhöhle bei intakter Kette ziemlich ausschließlich durch die Bewegungen der Membran des runden Fensters bedingt fand, hält er dieses doch wegen mangelnder Spannung für die Schallzuleitung für ungeeignet[2]). Eine solche Funktion des runden Fensters als günstige Eintrittsstelle für die Schallzuleitung wird indessen von einigen anderen Autoren neben der Ausweichfunktion in Betracht gezogen[3, 4]).

IV. Neuere Anschauungen über das Mittelohr als Schalleitungsapparat

hat Otto Frank[5]) auf Grund eingehender theoretischer Analysen durch physikalische Überlegungen, Modellversuche und mathematische Entwicklungen sowie von Untersuchungen, die gemeinsam mit Brömser an Präparaten des Gehörorgans vom Menschen und verschiedenen Tieren ausgeführt wurden, begründet. Da ihre Wiedergabe sich nicht ohne Zerreißung der Zusammenhänge auf die einzelnen vorhergehend behandelten Abschnitte verteilen läßt, so sei hier den Frankschen Arbeiten folgendes im Zusammenhange entnommen.

Frank geht aus davon, daß er gezeigt hatte, daß die Leistung der Registrierinstrumente durch zwei Größen, die *Empfindlichkeit* und *Schwingungszahl* des Systems, bestimmt wird, während die Dämpfung erst in zweiter Linie in Betracht kommt. Komplizierter als die früher von ihm behandelten Registrierinstrumente, besteht nun der schalleitende Apparat aus einem gekoppelten System von Membranen und einer Reihe von Körpern, die durch elastische Bänder verknüpft sind, und hat dementsprechend so viele verschiedene Eigenschwingungen, als er Freiheitsgrade der Bewegung besitzt. Mit Hilfe einer Reihe mathematischer Modelle, die sich stufenweise den Verhältnissen des Gehörorganes immer mehr näherten (s. Abb. 71), ließ sich ihre *Dynamik* und zum ersten Male auch ihre an sich einfachere *Statik* restlos durchführen. Aus der Berechnung der Schwingungszahlen ergab sich dabei, daß die Grundschwingung relativ tief liegt und die erste Oberschwingung bereits viermal höher ist, als die Grundschwingung, und daß bei der Trägheit des Systems die *Gehörknöchelchen und nicht das Trommelfell die ausschlaggebende Rolle spielen*. Das Trägheitsmoment der Gehörknöchelchen für das Achsenband als Drehungsachse wurde zu rund 2,5 mg cm² ermittelt. Das Gesamtträgheitsmoment ist so groß, als wenn die ganze Masse weggenommen und 12 mg an der Spitze des Hammers befestigt werden. Die Trägheit des Trommelfells tritt gegenüber der der Knöchelchen wesentlich zurück. Auch die Form des Trommelfells kann in der Erörterung über die Leistungen des schalleitenden Apparates nicht die ihr bisher zugeschriebene große Rolle spielen.

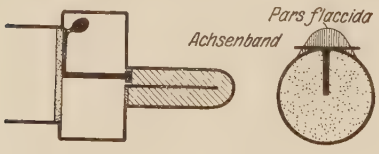


Abb. 71. Modell des Mittelohres nach O. Frank.

[1]) Bezold: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 16, S. 38. 1880.
[2]) Bezold: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 75, S. 202. 1908.
[3]) Beyer, H.: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 71, S. 258. 1907.
[4]) Zimmermann: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 81, S. 229. 1910.
[5]) Frank, O.: Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol., München Bd. 34, S. 34. 1923; Sitzungsber. d. bayer. Akad. d. Wiss., Mathem.-phys. Kl., München 1923, S. 11; Tagung d. dtsch. physiol. Ges. 1923; s. Ber. üb. d. ges. Physiol. u. Pharm. Bd. 22, S. 446. 1924.

Als ein Grundproblem betrachtet Frank die Frage, warum überhaupt das *Trommelfell* und die Gehörknöchelchen der Labyrinthöffnung vorgelagert sind. Der Zweck der Vergrößerung der schallaufnehmenden Fläche gegenüber der des Labyrintheinganges erweist sich nicht als zwingender Schluß. Vielmehr würde, wenn die Schallwellen unmittelbar auf die beiden Labyrinthöffnungen, das ovale und runde Fenster, auftäfen, bei gleichem Druck keine Bewegung der Labyrinthflüssigkeit stattfinden können; wohl aber, wenn die zweite Öffnung in den Schallschatten gebracht wird. Hierzu dient die Einschaltung des Trommelfells. Da die beiden Fenster hinter dem Wulste des Promontoriums versteckt liegen, so kann hierdurch ein Schallschatten bedingt sein, der um so besser wirkt, je höher die Schwingungszahl ist. *Das Trommelfell ist demnach in erster Linie notwendig, um eine geordnete Schallzuleitung zum ovalen Fenster zu bewirken.* Da diese Zuleitung für die höheren Töne weniger in Betracht kommt, bezieht sich die Schädigung durch Verlust des Trommelfells und der beiden ersten Knöchelchen, wie auch die Erfahrung lehrt, im wesentlichen nur auf die tiefen Töne.

Die Ansicht von Helmholtz, daß die *allgemeine mechanische Aufgabe des Mittelohrapparates* darin besteht, eine Bewegung von großer Amplitude und geringer Kraft in eine von geringer Amplitude und großer Kraft zu verwandeln, trifft nach Franks weiteren Ausführungen nicht das Richtige. Die Wirkung eines *Krafthebels* ist durchaus nicht eindeutig zu erkennen. Wenn der Angriffspunkt des Steigbügels näher an die Achse rückt, ist wohl die Kraftwirkung an dieser Stelle größer, zu gleicher Zeit aber auch der Ausschlag des Steigbügels verringert. Man wird also erwarten können, daß die Verlagerung des Steigbügelköpfchens entlang einem Hebel, der sich um das Achsenband dreht, zu einer *optimalen* Wirkung bei einer bestimmten Länge dieses Hebels führt.

Bei den Versuchen an Gehörorganen wurden Spiegel auf die Knöchelchen geklebt und ihre Exkursionen durch die Spiegelung eines Lichtstrahles oder mikrometrisch gemessen, außerdem die Schwingungszahlen bestimmt. Gesichert wurden die Ergebnisse dadurch, daß eine wichtige Konstante am lebenden Ohre festgestellt wurde und mit den Ergebnissen am toten Ohre vorzüglich übereinstimmte. Es gelang nämlich, das Verhältnis des einwirkenden Druckes zu der Volumausbauchung der Membran am lebenden Menschen zu bestimmen, und es zeigte sich, daß die *Elastizitätskoeffizienten* des lebenden Ohres und die Spannung nicht wesentlich von den entsprechenden Größen des toten Ohres abweichen.

Die Eigenfrequenz belief sich bei drei Ohren auf 1092—1340, im Mittel auf 1200, wobei das Resonanzmaximum liegen muß.

Was den Amboß betrifft, so wird nach Franks Betrachtungen und Versuchen durch die Einschaltung dieses Knöchelchens die Güte des schalleitenden Apparates, die daher bei den Vögeln größer ist als bei den Säugern, zweifellos verschlechtert, da hierdurch eine neue Masse hinzukommt, deren Einfügung daher wohl nur durch sekundäre Momente bedingt sein kann. Als solche sieht Frank die *Beziehung zu den Binnenmuskeln* an, für deren getrennte Wirkungsmöglichkeit die Einfügung des Ambosses die erforderliche lose Verbindung herstellt.

Die *Leistungsfähigkeit des schalleitenden Apparates* wurde an der Einwirkung von Vokalen erwiesen. Hieraus wurde auch verständlich, warum die hohen Töne auch bei Defekten des Mittelohrs noch fast ebensogut gehört werden, denn der Trommelfell-Hammer-Ambeßteil setzt durch seine Masse die Amplitude der Schwingungen außerordentlich herab.

Bei kleineren Tieren zeigt sich die Eigenschwingungszahl größer, weil die Masse des Gehörorgans kleiner ist; daher sind auch ihre Laute höher, durch die sie sich verständigen.

V. Paukenhöhle und Tuba Eustachii.

Die Paukenhöhle bildet sozusagen das Gehäuse des Mittelohres und umgibt mit der elastischen Masse ihrer kompressiblen Luft die Gehörknöchelchen, die sie schützend verbirgt. Zugleich hält sie wohl auch durch ihre von der drüsenlosen dünnen *Schleimhaut* herrührende Wasserdampfsättigung die in ihr befindlichen Gebilde, Binnenmuskeln, Bänder, Gelenke, Corda tympani wie auch die angrenzenden drei Membranen im Zustande normaler Feuchtigkeit und Elastizität.

Ihre *akustische Bedeutung* liegt einmal in ihrer Fähigkeit, sich durch Luftleitung an der Schallübertragung auf das innere Ohr zu beteiligen (s. S. 434). Ferner darin, daß sie das Trommelfell von der Innenseite gegen Schallwellen schützt und ihm zugleich die Mitschwingungen bei auftreffenden Schallwellen und ihre Übertragung auf die Kette der Gehörknöchelchen ermöglicht. Nach Mach und Kessel[1]) erscheint ihre Größe und merkwürdig unregelmäßige Form gerade für ihre akustische Aufgabe geeignet, da sie bei flacherer Form durch die Trommelfellexkursionen Expansivkräfte ihrer eingeschlossenen Luft entwickeln und bei regelmäßigerer Form Anlaß zur Resonanz und Verstärkung bestimmter Töne geben würde.

Vor allem besteht die Funktion der Paukenhöhle in der *Regulation des Luftdrucks* auf der Innenseite des Trommelfells. Hierfür steht sie durch die *Tuba Eustachii* mit der Rachenhöhle und dadurch mit der Außenluft in Verbindung. Wie schon oben erwähnt, vermag eine Verstärkung oder Verringerung der Trommelfellspannung — und eine solche kann durch jede Luftdruckänderung in der Pauke hervorgerufen werden — eine Änderung der Hörschärfe für Töne verschiedener Höhe zu verursachen.

Es muß daher jederzeit die Möglichkeit bestehen, Luftdruckänderungen in der Paukenhöhle auszugleichen. Dies geschieht durch ein kurzes Öffnen der *normalerweise geschlossenen Tube*, wie es durch einen Schluckakt bewirkt werden kann, bei dem sich der Tubenkanal durch die Aktion der Tubenmuskulatur, besonders des M. abductor tubae, erweitert, was Kreidl[2]) beim Hunde auch durch elektrische Reizung der Tubenmuskulatur erreichte. In stärkerem Maße kann das Einpressen oder Absaugen von Luft aus der Paukenhöhle durch den positiven oder negativen *Valsalvaschen Versuch* erzielt werden, wobei sich ja auch deutliche entsprechende Trommelfellveränderungen oder -einziehungen beobachten oder registrieren lassen. Da sich die Wände der Tubenschleimhaut gewöhnlich in leichter gegenseitiger Berührung befinden, so genügt im allgemeinen ein geringer Überdruck, nach Hartmann[3]) 30 mm Wasserdruck, zur Tubenöffnung. Der Tubenverschluß kann aber einem Drucke vom Trommelfell aus gelegentlich bei viel größerer Druckhöhe Widerstand leisten[3]). Sonst soll aber die Luft*entleerung* der Tube meist leichter vor sich gehen als das Eindringen von Luft vom Rachen her.

Normalerweise findet infolge des periodischen Abschluckens von Speichel und der diesen Akt begleitenden Tubenöffnung auch ein mehr oder minder *regelmäßiger Luftdruckausgleich* in der Paukenhöhle statt. Daß die Tube nicht dauernd offen steht, hat akustisch zweifellos den Vorteil, daß das Trommelfell nicht von beiden Seiten vom Schall getroffen wird, wodurch es nur sehr wenig bewegt werden würde, und ferner, daß die eigene Stimme nicht stets in jener dröhnend verstärkten Weise gehört wird, wie es bei offenstehender Tube der Fall ist (Auto-

[1]) Mach u. Kessel: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien, 3. Abt. 1872.
[2]) Kreidl: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 13, S. 23. 1899.
[3]) S. die ausführliche Abhandlung über die Tuba Eustachii von Hensen in Hermanns Handb. d. Physiol. Bd. III, 2, S. 52. 1880.

phonie); weiter auch, wie Bernstein[1]) betont, daß das Trommelfell in seiner Funktion nicht durch respiratorische Druckschwankungen in der Paukenhöhle gestört wird.

Zugleich mit der Funktion eines Ventilationsrohres erhält die Tube auch noch die Aufgabe eines *Abzugskanals für das Sekret* der Paukenhöhle, wobei das Flimmerepithel ihrer Schleimhaut zur Wirkung kommt, das durch die gegen den Rachen hingewandte Richtung seines Flimmerschlages auch eine *Schutzfunktion gegen das Eindringen* von Fremdkörpern, Schleim, Krankheitskeimen von der Mundhöhle her gewährt.

Die Paukenhöhle findet durch die *lufthaltigen Räume der pneumatischen Warzenzellen* noch eine gewisse unregelmäßige Erweiterung, wie sie bei manchen Tieren in der sog. Bulla noch stärker hervortritt. Diese Hohlräume werden von Mach und Kessel[2]) als Ausweichestellen für starke Exkursionen der Luftsäule der Paukenhöhle aufgefaßt. Lucae[2]) stellte die *Resonanz* dieser lufthaltigen Räume, die schon Lincke (1837)[3]) annahm, fest und ermittelte ihre Eigentöne. Auch Kretschmann[2]) kam nach seinen Modellversuchen zu dem Schlusse, daß das System der Mittelohrräume klangverstärkend wirke, so daß sonst nicht mehr wahrnehmbare Klänge doch noch wahrgenommen werden und zugleich eine *Schutzvorrichtung* im Sinne Rinnes[3]) und Mach und Kessels gegen exzessive Luftdruckschwankungen oder dauernde Drucksteigerungen in der Pauke besteht. Von Urbantschitsch wurden diese physiologischen Bedeutungen der Cellulae abgelehnt.

VI. Die Binnenmuskeln des Mittelohres

sind der Musculus tensor tympani und der M. stapedius. Der

1. Tensor tympani,

der sechsmal mächtigere von beiden, verläuft in einem knöchernen Halbkanal parallel der Tube und setzt sich mit seiner rechtwinklig in die Paukenhöhle einbiegenden Sehne etwas unterhalb des kurzen Fortsatzes an den Hammergriff an, indem die Sehne auch über den vorderen Rand des Hammers ausstrahlt. Hiernach vermag der Tensor als *Trommelfellspanner zu wirken,* indem er es nach innen zieht, ohne dabei den Hammer erheblich um seine Querachse zu drehen[4], [5]). Hierbei streckt er die Radiärfasern des Trommelfells und setzt auch die am Hammer ansetzenden Bänder in Spannung[6]).

Wie Politzer[7]) im C. Ludwigschen Laboratorium experimentell nachwies, wird der Muskel vom *Trigeminus innerviert,* bei dessen Reizung am Hunde sich die Tensorkontraktion und Trommelfelleinziehung sowie die intraaurikuläre Drucksteigerung und die Verkleinerung der durch Ankleben eines Glasfühlhebels deutlich gemachten Exkursionen des Hammergriffes, ferner auch *Dämpfung* des Grundtons und Hervorhebung der Obertöne einer Stimmgabel nachweisen ließen. Auch an menschlichen Gehörorganen konnte Politzer bereits jene Verkleinerung der Exkursionen bei Ziehen an einem mit der Tensorsehne verbundenen Faden beobachten[8]).

[1]) Bernstein: Die fünf Sinne des Menschen. Leipzig: Brockhaus 1875.
[2]) Siehe Kretschmann: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 108, S. 499. 1905.
[3]) Siehe Urbantschitsch: Lehrb. d. Ohrenheilk. 1884.
[4]) Helmholtz: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 1, S. 1. 1868.
[5]) Hensen: Hermanns Handb. d. Physiol. Bd. III, 2, S. 59. 1880.
[6]) Bezold: Lehrb. d. Ohrenheilk. 1906.
[7]) Politzer: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien 1861, S. 427.
[8]) S. auch Politzer: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 1, S. 1. 1864.

Bezold[1]) beobachtete dann bei seinen Versuchen mit Labyrinthmanometer und Fühlhebeln, daß die *Durchschneidung der Tensorsehne* eine Vergrößerung der Trommelfellexkursionen besonders nach außen zur Folge hat, und daß diese durch die Trennung des Amboß-Steigbügelgelenkes noch beträchtlich gesteigert wird, und schloß daraus, daß der Tensor eine *Schutzvorrichtung* sowohl für das Trommelfell wie auch für jenes Gelenk und die Membran des ovalen Fensters darstelle.

Zahlreiche Beobachtungen lehren nun, daß der Tensor tympani beim Menschen auch wirklich ein funktionsfähiger Muskel sein kann, der seinen Tonus zu verändern und sowohl reflektorische wie auch bei vereinzelten Personen willkürliche Kontraktionen auszuführen vermag. Von diesen soll hier zunächst berichtet werden, bevor wir auf den Steigbügelmuskel und die physiologische Bedeutung der Binnenmuskeln eingehen. Es erscheint zweckmäßig, die willkürliche Tensorbewegung voranzustellen.

a) Willkürliche Kontraktionen des Tensor tympani.

Schon lange weiß man, daß es Menschen gibt, die ihren Tensor tympani bewegen können. Die Entdeckung solcher Fälle geht gewöhnlich von der subjektiven Empfindung der betreffenden, in Selbstbeobachtung geübten Personen aus, daß sie bei einer gewissen Innervationsanstrengung im Ohre ein Geräusch verspüren. Nur ganz bestimmte entotische Geräusche aber sind wirklich durch Tensorkontraktion bedingt, und es sind mehrfach knackende, klingende oder singende Geräusche damit verwechselt worden, so offenbar auch schon von Johs. Müller, Schwartze[2]) und Lucae[3]), später Bürkner[4]). Das *subjektive Geräusch* genügt nicht zum Nachweis, daß es sich um Tensorbewegung handelt. So ist auch bei den ersten mitgeteilten sicheren Fällen in erster Linie auf die dabei von außen sichtbare Einziehung des Trommelfells sowie auf die *Veränderung der Hörschärfe* und die *Dämpfung der Tonempfindung* geachtet worden[5]). Es kommen aber noch andere Beweismöglichkeiten hinzu, die erst mit voller Sicherheit über das Phänomen Aufschluß geben: so die Auscultation des Geräusches mittels Hörschlauches und die objektive graphische Registrierung der Trommelfellbewegung oder der Druckschwankungen im äußeren Gehörgang. Erst wenn alles dies zusammenstimmt, wird man sicher sein können.

Nach meinen Erfahrungen läßt aber schon die Auscultation ziemlich sicher die Diagnose auf Tensorkontraktionen zu, da unter den Personen, die mir mit dieser vermeintlichen Fähigkeit zur Untersuchung kamen[6]), bei denjenigen fünf — und nur bei diesen —, bei denen sich die entsprechende Trommelfelleinziehung und die negative Druckschwankung im Gegörgange nachweisen ließen, auch das typische Geräusch zu hören war, während die anderen nur Tubenknacken u. dgl. aufwiesen. Das *Tensorgeräusch* erweist sich bei der Auscultation als äußerst charakteristisch; den Beginn einer Tensorkontraktion eines durch Hörschlauch mit dem eigenen verbundenen Ohres fühlt man dabei als eine unangenehme explosive Auswärtsbewegung des eigenen Trommelfelles, nach Art eines Aus-

[1]) Bezold: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 16, S. 37. 1880.
[2]) Schwartze: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 2, S. 4. 1865.
[3]) Lucae: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 3, S. 201. 1867.
[4]) Bürkner: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 21, S. 175. 1881.
[5]) Luschka: Arch. f. phys. Heilk. 1850. — Politzer: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 4, S. 19. 1869. — Schapringer: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Kl. II, Bd. 62, S. 571, 1870.
[6]) Mangold: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 149, S. 539. 1913; Dtsch. med. Wochenschr. 1913, Nr. 3; Münch. med. Wochenschr. 1913, Nr. 19; 9. Internat. Physiol.-Kongreß 1913.

bauchungsgeräusches, das bei ganz kurzen Tensorkontraktionen ohne sonstiges Geräusch zu hören ist. Bei längeren Tensorkontraktionen schließt sich hieran ein Geräusch, das sich am besten mit einem fernen Donner oder einem Muskelgeräusche vergleichen und als ein dumpfes Brausen bezeichnen läßt. Auch wenn ein knarrendes Geräusch angegeben wird, kann es sich um Tensorfunktion handeln, wie aus einer Beobachtung von WAAR[1]) und auch wohl von BÜRKNER[2]) hervorgeht, da WAAR bei der betreffenden Versuchsperson die Trommelfellbewegung sehen konnte, während bei einer anderen, die nur ein unbestimmtes Spannungsgefühl im Ohre hervorbringen konnte — wie übrigens zu erwarten war —, nichts zu sehen war.

Auf die physiologische Natur des Tensorgeräusches wird noch unten einzugehen sein.

Über die Schalldämpfung während der Tensorkontraktion ist folgendes zu sagen:

Durch die Zusammenziehung des Tensor wird der Hammergriff und mit ihm das Trommelfell nach innen gezogen und letzteres stärker gespannt (HELMHOLTZ[3])], die Amplituden der Schwingungen des Hammers und Trommelfells werden verkleinert, die Beweglichkeit des letzteren und der Gehörknöchelchen vermindert, wodurch das Labyrinth schwächere Impulse erhält[4,5]), indem der Tensor als Dämpfer stärkeren Erschütterungen des Labyrinthwassers entgegenwirkt. Auch durch den dabei vermehrten Druck auf das innere Ohr infolge des tieferen Hineinpressens der Steigbügelplatte in das Vorhoffenster wird eine Dämpfung bedingt[6]). Eine solche Dämpfung ist öfters bei willkürlichen und reflektorischen Tensorkontraktionen festgestellt worden[7]).

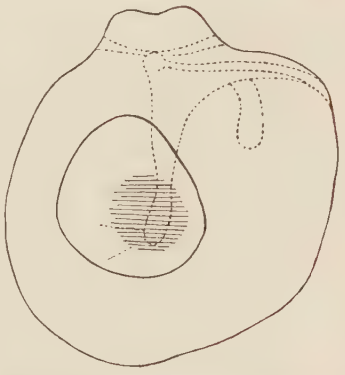


Abb. 72. Einziehung des Trommelfells bei willkürlicher Kontraktion des Tensor tympani ohne (schraffiert) und mit (ausgezogene Linie) vorhergehender Vorwölbung durch positiven Valsalva, nach MANGOLD.

Auch ich konnte bei einer meiner Versuchspersonen beträchtliche Dämpfung durch Tensorkontraktionen nachweisen; die Hörweite für Uhrticken ging auf dem einen Ohre von 297 auf 143 cm, auf dem anderen von 250 auf 96 cm zurück, Stimmgabeltöne erschienen weniger laut. Dabei bestand aber der subjektive Eindruck, daß diese Schallabschwächung zum Teil durch einen Wettstreit der Aufmerksamkeit um die beiden das innere Ohr gleichzeitig treffenden Schallreize bedingt sei. Was nun die *Bewegung des Trommelfells bei der willkürlichen Tensorkontraktion* angeht, so gibt sie sich nach übereinstimmender Beobachtung der Autoren von LUSCHKA bis WAAR in einer Einziehung kund, die schon bei einfacher Otoskopie oder bei Verwendung des Trommelfellmikroskops des EINTHOVENschen Instituts[8]) gesehen werden kann. Meine otoskopischen Feststellungen

[1]) WAAR: Acta otolaryngologica Bd. 5, S. 355. 1923.
[2]) BÜRKNER: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 21, S. 175. 1884.
[3]) HELMHOLTZ: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 1, S. 24. 1868.
[4]) URBANTSCHITSCH: Lehrb. d. Ohrenheilk. 1910.
[5]) KÖHLER, W.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 54, S. 264. 1909.
[6]) ZIMMERMANN: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1904, Suppl., S. 193.
[7]) POLITZER: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 4, S. 28. 1869. — SCHAPRINGER: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Kl. II, Bd. 62, S. 571. 1870. — SCHÄFER, K. L. in Nagels Handb. d. Physiol. Bd. III. S. 557.
[8]) S. S. 413, Abb. 68.

ergaben, daß ihr Ausmaß und ihre Ausdehnung über das Trommelfell deutlich größer wird, wenn die Versuchsperson vor der Tensorkontraktion das Trommelfell durch den positiven Valsalvaschen Versuch zur Vorwölbung bringt (s. Abb. 72). Bei Wiederholung der Tensorkontraktion wird die Trommelfellbewegung immer geringer (Jacobson, Mangold, Waar), kann aber nach Waar durch Übung im Laufe eines Monats auch gesteigert werden.

Die Registrierung der Tensorkontraktionen bzw. der durch sie bewirkten Trommelfelleinziehungen, die zugleich eine negative Druckschwankung im äußeren Gehörgange bedingen, kann auf indirektem Wege durch Vermittlung eines Flüssigkeitsmanometers erfolgen, das mit dem Gehörgang verbunden ist. Politzer hat schon im Ludwigschen Laboratorium mit einem solchen die positive Druckschwankung beim Valsalva und die negative bei Tensorkontraktionen

Abb. 73. Kurze und längere willkürliche Tensorkontraktionen, vorher pulsatorische Druckschwankungen, nach E. Mangold.

beobachtet. Mir ist es zuerst gelungen, dieselben durch Dunkelfärbung der Manometerflüssigkeit und Projektion ihres Meniscus auf den Spalt eines v. Kriesschen Photokymographions photographisch kurvenmäßig zu registrieren[1]). Dabei ergibt sich ein charakteristisches Bild (s. Abb. 73); der obere helle Streif dieses Negativs entspricht der dunklen Flüssigkeit, die breite untere dunkle Zone der lichtdurchlässigen Luftsäule über der Flüssigkeit; bei den Tensorkontraktionen zeigt das Zurückweichen der Flüssigkeit die negative Druckschwankung an. Zugleich werden die verabredeten Kommandosignale für die willkürlichen Tensorbewegungen, die durch das Klappen eines elektrischen Kontaktes gegeben werden, durch Projektion eines Reizmarkierungsmagnethebels, und unten eine Zeitmarkierung von $^1/_5$ Sek. registriert. Der Beginn der Kurve vor den Tensorkontraktionen zeigt die pulsatorischen Druckschwankungen im Gehörgange (s. S. 409).

[1]) Mangold: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 149, S. 539. 1913.

Die bemerkenswertesten Tatsachen, die sich auf diese Weise an meinen Versuchspersonen feststellen ließen, waren folgende[1]):

Es gibt Menschen, die ihre willkürlichen Tensorkontraktionen nach Dauer (Abb. 73) und auch nach Stärke in hohem Maße beherrschen können. Die längste Dauer, die registriert wurde, betrug 15 Sek. Bei langdauernden Tensorkontraktionen tritt Ermüdung und Absinken der Kurve ein. Die Ermüdung läßt sich auch in Reihen schnell aufeinanderfolgender Tensorkontraktionen zeigen, an deren Anfang das Phänomen der „Treppe" auftreten kann. Bei verstärktem Willensaufwand wie nach kurzen Erholungspausen werden die Tensorkontraktionen wieder stärker. Die Tensorkontraktion kann willkürlich jederzeit abgebrochen werden. Durch Übung gelingt es, die willkürliche Tensorbewegung, die zunächst anscheinend stets auf beiden Seiten gleichzeitig und in gleicher Stärke auftritt, auf einer Seite von der der anderen unabhängig zu machen. Die Höhe der durch die Tensorkontraktion bewirkten größeren Druckschwankungen belief sich nach ungefähren Messungen auf 6—9 mm Wasser.

Die *Reaktionszeit* für die willkürliche Tensorkontraktion wurde mit dieser Methode bei zwei Versuchspersonen auf 0,18 bzw. 0,17 Sek. bestimmt.

Kontrollversuche mit negativem Valsalva, Ohrmuschelbewegungen, Kopfhautbewegung, Schluckbewegung, Zähneaufeinanderbeißen ergaben, daß es sich nur um die Registrierung der durch die Tensorkontraktion bedingten Druckschwankungen infolge der durch die Tensorkontraktion verursachten Trommelfellbewegungen handeln konnte. Diesbezügliche Einwände von Filehne[2]) konnte ich eingehend zurückweisen[3]).

Da die *Frequenz dieser Bewegungen*, d. h. der einzelnen, die Kurve einem unvollkommenen Tetanus ähnlich machenden Zacken, sich bei dieser photographischen Registrierung auf etwa 4 pro Sek. belief, eine Frequenz, die schwer zu deuten erscheint, habe ich zum Zwecke der Frequenzbestimmung in weiteren Versuchen noch die Marbesche Rußringmethode angewandt. Hierbei ergaben sich auch wieder charakteristische Bilder, und es ließ sich die Frequenz nach der gleichzeitig auf denselben Rußstreifen aufgezeichneten Ringserie einer Stimmgabel mit 100 Schwingungen pro Sek. leicht bestimmen. Es ergaben sich bei zwei Versuchspersonen Frequenzen von 14 bzw. 34 mit Gesamtschwankungen von 11,7—38 Ringen pro Sek.

Diese Grenzzahlen für die Frequenz stimmen genau mit denjenigen überein, die kürzlich Wagner[4]) im Trendelenburgschen Institut bei willkürlichen Tensorkontraktionen mittelst einer anderen Methode festgestellt hat, bei der die Volumänderungen des Gehörganges auf eine mit tierischer Membran überzogene Kapsel photographisch übertragen und mit der O. Frankschen Spiegelmethode photographisch registriert wurden. Die Kurven ergaben einen mit den meinigen übereinstimmenden Hauptverlauf und für die superponierten Einzelzacken eine Frequenz von 14—38, im Durchschnitt 19,3 pro Sek. Diese Zahl wird als der Rhythmus der Willkürinnervation des Tensor tympani aufgefaßt, bei dem hiernach wahrscheinlich ein Sonderfall eines im Gegensatze zur Skelettmuskulatur weniger frequenten Tetanus vorliegt, der damit in Zusammenhang steht, daß dieser Muskel seine frühere Aufgabe als Skelettmuskel stark abänderte. Hierbei wird angenommen, daß die durch die Sehne des Tensor über den Hammerstiel auf das Trommelfell übertragenen Längenänderungen des Muskels durch

[1]) Mangold: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 149, S. 539. 1913; Münch. med. Wochenschr. 1913, Nr. 19.

[2]) Filehne: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1913, S. 100.

[3]) Mangold, E. u. Eckstein: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 152, S. 613. 1913.

[4]) Wagner, R.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 81, S. 217. 1924.

die Volumänderungen des äußeren Gehörganges wenigstens in ihrer Frequenz richtig wiedergegeben werden.

Hiernach kommen wir auf die *physiologische Natur des Tensorgeräusches* zurück. An anderer Stelle habe ich darauf hingewiesen, daß es sich kaum um ein eigentliches Muskelgeräusch handeln könne, da es im Vergleich zu anderen Muskelgeräuschen zu laut ist[1]), und daß es ganz offenbar durch die vom Tensor verursachte frequente Bewegung des Trommelfells zustande kommt[2]). Die erwähnten Frequenzbestimmungen stimmen nun auch ganz gut mit dem subjektiv oder durch Auscultation vernehmbaren Geräusche hinsichtlich seiner Höhenlage überein, die von manchen Versuchspersonen mit derjenigen der tiefsten Orgeltöne gleichgeschätzt wird. Nehmen wir allerdings mit Wagner an, daß beim Tensor ein sehr langsamer Innervationsrhythmus vorliegt, der sich unverändert auf das Trommelfell überträgt, so würde dies auch mit der Auffassung als Muskelgeräusch vereinbar sein. Die auffallende Stärke des Geräusches im Vergleiche zu anderen, z. B. von der geballten Faust, dem Ohre zugeleiteten Muskelgeräuschen ließe sich dann durch die für die Perzeption so besonders günstige Lage des schallerzeugenden Muskels innerhalb der Paukenhöhle und in unmittelbarer Verbindung mit der Gehörknöchelchenkette erklären. Auch K. L. Schäfer[3]) faßt entsprechend das Tensorgeräusch als einen Muskelton auf und meint, daß die Dauerkontraktionen der Binnenmuskeln als Muskelgeräusche gehört werden müßten, wenn sie nicht durch andere gleichzeitige Schalleindrücke überdeckt würden.

b) Reflektorische Kontraktionen des Tensor tympani

hat offenbar zuerst Helmholtz[4]) als Ursache eines heftigen Muskelgeräusches, das er bei sich selbst auf dem Gipfel des Gähnens zugleich mit einem Spannungsgefühle im Ohre und einer starken Dämpfung von außen kommender Töne wahrnahm, beschrieben. Hensen[5]) beobachtete dann bei Hunden zuerst auch die durch Töne oder Geräusche hervorgerufenen Reflexzuckungen des Tensor, wie es dann auch von anderen Autoren bestätigt wurde, wobei Hammerschlag[6]) fand, daß der Reflex auch ohne Großhirn erfolgt und ausgiebiger bei hohen Tönen, bei tiefen dagegen nicht mehr eintritt.

Beim Menschen wurde beim Tensorreflex dann von Ostmann[7]) auch die Einziehung des Trommelfells beobachtet und genauer von W. Köhler[8]) mit der Trommelfellspiegelregistrierung untersucht. Köhler fand dabei u. a., daß der Tensor tetanisch gespannt bleibt, solange der erregende Schallreiz anhält, daß die Größe des dabei registrierten Trommelfellausschlags von der Reizintensität abhängt, und daß der Reflex auch beim Menschen konsensuell auftritt.

Ich konnte nun bei mehreren Versuchspersonen durch Schallreize reflektorische Tensorkontraktionen auslösen und bei einem Mitarbeiter mit der photomanometrischen Methode auch sehr instruktive Kurven erhalten[9]) (s. Abb. 74). Bei ihm bestand seit etwa 10 Jahren die Eigentümlichkeit, daß unwillkürlich

[1]) Mangold: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 149, S. 548. 1913.
[2]) Mangold: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 152, S. 613. 1913.
[3]) Schäfer, K. L.: Verhandl. d. dtsch. otol. Ges. 1909.
[4]) Helmholtz: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 1, S. 33 Anmerk. 1868.
[5]) Hensen: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1878, S. 584.
[6]) Hammerschlag: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 46 u. 47.
[7]) Ostmann, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1898, S. 75; Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 46, S. 14. 1899.
[8]) Köhler, W.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg., Psychol. Abt., Bd. 54, S. 241. 1910.
[9]) Mangold u. Eckstein: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 152, S. 589. 1913.

Tensorkontraktionen auftraten, die willkürliche Fähigkeit hatte er erst später gelernt. Die Tensorkrämpfe erfolgten besonders bei hohen und lauten Tönen, z. B. Geigentönen, wenn sie zugleich als unangenehm empfunden wurden. Als

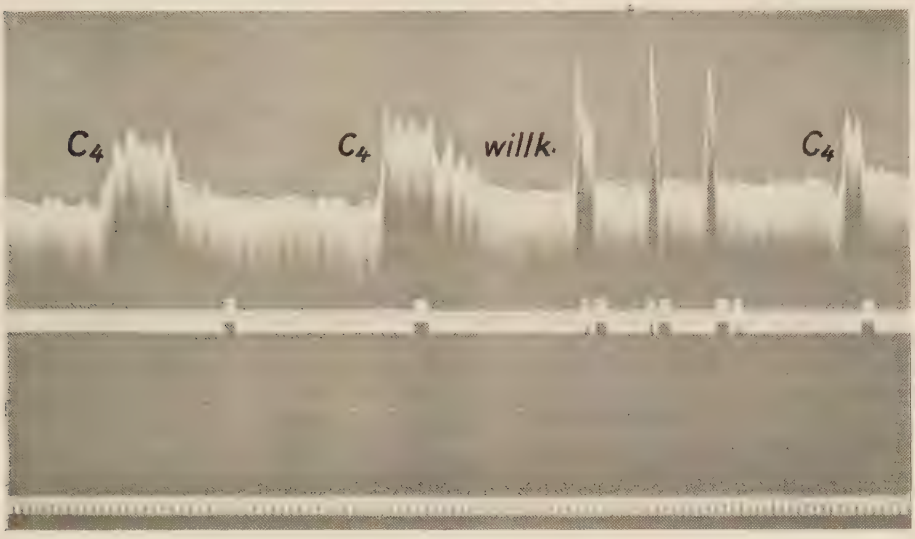


Abb. 74. Reflektorische Tensorkontraktionen bei c^4-Stimmgabel, dazwischen drei willkürliche Tensorkontraktionen (letztere durch Doppelsignale markiert), nach MANGOLD und ECKSTEIN.

wirksam erwiesen sich u. a. die Töne einer c^3—c^4- und f^4-Stimmgabel und schrille Pfeifentöne, auch solche, die mit dem Munde hervorgebracht wurden. Eine Groß-*C*-Gabel rief dagegen nur schwache und kurze *Tensorreflexe* hervor. *Diese traten im allgemeinen um so leichter ein, je stärker und je höher die Töne und je unangenehmer sie waren* (s. Tabelle).

Ton	Subjektive Tonempfindung	Tensorreflexe
$C-2$	nur Flattern, kein Ton	kein Tensorreflex
$C-1$	—	wechselnd Tensorreflex oder nicht
$G-1$	unangenehm	kein Tensorreflex
C	ziemlich unangenehm	wechselnd Tensorreflex oder nicht
G	sehr angenehm	kein Tensorreflex
c	laut, angenehm	„ „
c^1	ziemlich laut, angenehm	„ „
g^1	schwach, angenehm	„ „
c^2	stark, nicht unangenehm	Tensorreflex
f^2	nicht angenehm	„
g^2	schwach, unangenehm	„
c^3	laut, nicht unangenehm	„
c^4	—	„
f^4	sehr unangenehm	„
	„ „	„

Auch durch die Erwartung einer starken, dann aber nicht wirklich eintretenden Schallwirkung, wie ferner durch schrille, gellende Schreie, Kratzen auf einer Schiefertafel, gelegentlich auch durch inadäquate sensible Reize, konnte der Tensorreflex ausgelöst werden. Die Töne zweier Galtonpfeifen erwiesen sich aber als unwirksam; vermutlich wegen der hierfür noch zu geringen Intensität. Dies

muß besonders hervorgehoben werden, da Waar[1]) bei seinen Versuchen, den Tensorreflex bei einigen Versuchspersonen hervorzurufen, dessen Eintritt er mit dem Trommelfellmikroskop (s. Abb. S. 413) beobachtete, und bei denen er mit Galtonpfeife, allerdings auch mit Stimmgabeln, arbeitete, niemals eine Bewegung des Trommelfells oder Hammerstiels sehen konnte. Die reflektorische Tensorkontraktion ist eben eine offenbar nur bei wenigen Menschen auftretende Erscheinung, und auch wo sie auftritt, bei den einzelnen sehr verschieden. So konnte ich bei zwei anderen, auch der willkürlichen Tensorkontraktion mächtigen Versuchspersonen, bei der einen einen registrierbaren Reflex nur durch starkes Anschlagen der c^4- und f^4-Gabel auslösen, bei zwei weiteren Personen, darunter ich selbst, nur *nicht* registrierbare, bei diesen aber mit großer Wahrscheinlichkeit aus den subjektiven Angaben, den Tensorreflex feststellen, obwohl diese beiden nicht willkürlich kontrahieren konnten.

Die reflektorischen Kontraktionen ergaben im Vergleich zu den willkürlichen derselben Personen meist eine geringere Höhe der Druckschwankung im Gehörgange und größere Tonusschwankungen (s. Abb. 74). Als bemerkenswert ergab sich dabei, daß sie bei Vorbereitung der Versuchsperson auf den Schallreiz willkürlich unterdrückt oder wenigstens gehemmt werden konnten.

Einen wirksamen *Schutz gegen unangenehme Schallempfindungen* boten diese Tensorreflexe der Versuchsperson nicht. In diesem Sinne besteht also keine Schutzfunktion, obwohl sich ja eine subjektive Dämpfung der Schallreize bei Gelegenheit der willkürlichen Tensorkontraktion nachweisen ließ. Wenn diese Schutzfunktion selbst bei registrierbaren Tensorreflexen nicht bestand, so wird sie natürlich als allgemein beim Menschen betätigte Funktion gar nicht in Betracht kommen, wie neuerdings auch Waar aus seinen durchaus negativen Versuchen schließt.

Im Gegensatze zu den willkürlichen lassen sich nun die *reflektorischen Tensorkontraktionen*, wie schon erwähnt, *auch beim Tiere* nachweisen. In eingehendster Weise hat dies Kato[2]) unter Kreidls Leitung untersucht. Er konnte bei Katze, Kaninchen, Maus, Ratte, Igel, dagegen nicht bei Affen und Meerschweinchen, am freigelegten Muskel durch Lupenbeobachtung oder durch rein mechanische oder mechanisch-optische Registrierung, auf Tonreize einer Galtonpfeife die Reflexzuckungen sicherstellen, sie erwiesen sich abhängig von der Höhe und Stärke, in ihrer Dauer auch von der Dauer der Töne, die bei der Katze von 200, beim Kaninchen schon von 64 Schwingungen in der Sekunde an, bei beiden bis 50 000 Schwingungen hinauf, wirksam waren, und konnten beim normalen Tier noch aus 80 m Entfernung ausgelöst werden, und selbst noch nach Abtragung des ganzen äußeren Ohres und des Mittelohres der den Schallreiz empfangenden Seite, während der Reflex auf der anderen beobachtet wurde.

2. Musculus Stapedius.

Der Steigbügelmuskel, der kleinste quergestreifte Muskel des menschlichen Körpers, setzt mit seiner feinen Sehne am Köpfchen des Steigbügels und zum Teil am Sylvischen Knöchelchen des Amboß-Steigbügelgelenkes an, so daß er bei seiner Kontraktion die Fußplatte des Stapes mit dem vorderen Rande in die Paukenhöhle, mit dem hinteren etwas nach dem Labyrinth vorrücken soll[3]), wodurch der stumpfe Winkel zwischen Amboß und Steigbügel gestreckter wird.

[1]) Waar: Acta oto-laryngol. Bd. 5, S. 335. 1924.
[2]) Kato, T.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 150, S. 569. 1913.
[3]) Siehe Hensen: Hermanns Handb. d. Physiol. Bd. III, 2, S. 60. 1880.

Politzer, der die *Innervation des Stapedius durch den Facialis* experimentell am Hunde nachwies (1861), zeigte auch, daß bei Kontraktion dieses Muskels die Knöchelchenkette etwas auswärts rückt und das Trommelfell dadurch entspannt, zugleich auch der Labyrinthdruck vermindert wird[1, 2]), er faßt ihn daher als *Antagonisten des Tensor tympani* auf. Das ungünstige Massenverhältnis beider Muskeln soll dabei durch die günstigere Ansatzweise der Stapediussehne ausgeglichen sein[3]). Nach Bezold[4]) hat die Durchschneidung dieser Sehne eine Vergrößerung der Bewegungen im Labyrinthmanometer zur Folge, und der Stapedius hält daher normalerweise die Bewegungen der Steigbügelplatte auf nahezu die Hälfte ihrer In- und Exkursionsfähigkeit beschränkt, indem er den hinteren und unteren Teil der Platte medialwärts fixiert. Dabei verhindert er zugleich das Steigbügelköpfchen am Ausweichen bei Durchschneidung von Hammer und Amboß her und spannt die Ringmembran des ovalen Fensters [Weinland[5])], wie neuerdings auch O. Frank[6]) annimmt.

Reflektorische Kontraktionen des M. stapedius konnten von Kato[7]) in gleicher Weise wie die des Tensor tympani und zwar bei allen untersuchten Tieren, hier mit Einschluß der Affen, nachgewiesen werden. Sie traten stets gleichzeitig mit den Tensorzuckungen, gelegentlich etwas schneller, auf, mit der gleichen Reflexzeit wie bei jenen von 0,02 Sek. Bei geringerer Reizstärke traten sie allein ohne Mitwirkung des Tensor auf.

Das Zusammenwirken beider Muskeln ließ sich weiter auch bei Schmerzreizen, Abwehrbewegungen, Schreien des Tieres selbst, elektrischer Reizung des Acusticus oder des zentralen Stumpfes des durchschnittenen Facialis (auf dem Wege über den Vagusast N. auricularis internus) und auch bei inadäquater Reizung, wie Berührung oder Anblasen der Ohrmuschel, beobachten.

Eine besondere funktionelle Bedeutung kommt gewiß den am Stapedius erhobenen Befunden von Steinitz[8]) zu, der in diesem Muskel neben einer sehr reichlichen Entwicklung des Bindegewebes eine ungewöhnliche Verteilungsweise der *Nervenversorgung* feststellte. Die starken, in den Muskel eindringenden Nervenstämmchen verlaufen hier nämlich parallel bis zur Sehne hin; von größerer Bedeutung ist aber wohl die sensible Innervation, die außer feinsten Nervenausläufern auch sog. *Muskelspindeln* aufweist, die genau so wie diejenigen in den Augenmuskeln aussehen und vielleicht die Funktion haben, nach dem jeweiligen Kontraktionszustande des Muskels Erregungen auszusenden.

Hiermit kommen wir im Zusammenhange auf die

3. physiologische Bedeutung der Binnenmuskeln

zurück. Die Anschauungen hierüber gehen alle von der wohl unbestreitbaren Tatsache aus, daß die beiden Muskeln, falls sie überhaupt funktionsfähig sind und ihren Tonus durch Kontraktion zu ändern vermögen, in dem Sinne wirken müssen, daß der Tensor die Spannung des Trommelfells erhöht und der Stapedius eher das Gegenteil bewirkt. Eine sehr ansprechende Hypothese von Mach, wonach sie auf diese Weise imstande wären, das Trommelfell je nach den einwirkenden Tönen in eine für deren Aufnahme günstige Spannung zu versetzen und so für das Ohr eine, derjenigen am Auge analoge *Akkommodation* herzustellen, wurde von

[1]) Hensen: Zitiert auf S. 428.
[2]) Politzer: Lehrb. d. Ohrenheilk. 1901.
[3]) Bezold: Lehrb. d. Ohrenheilk. 1906.
[4]) Bezold: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 16. 1880.
[5]) Weinland: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 37, S. 199. 1894.
[6]) Frank, O.: Sitzungsber. d. bayer. Akad. d. Wiss., mathem.-phys. Kl. 1923, S. 72.
[7]) Kato: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 150, S. 569. 1913.
[8]) Steinitz: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 70, S. 45. 1907.

Mach selbst wieder verlassen, konnte auch experimentell nicht bestätigt werden und darf besonders nach Untersuchungen von W. Köhler[1]) als widerlegt gelten[2]).

Auch der Anschauung von Ostmann[3]), wonach speziell der Stapedius ein *Lauschmuskel* sei, der durch seine das Trommelfell lockernde Kontraktion das Horchen auf schwache Schalleindrücke begünstige, konnten gewichtige Gründe entgegengestellt werden[1, 2]), während anderseits neuerdings auf Grund der Feststellung einer Verschlechterung der Hörschärfe bei Lähmung des Facialis, der auch den Stapedius innerviert, von Perekalin[4]) diesem Muskel wieder die Horchwirkung und Verbesserung der Wahrnehmung wenigstens der tieferen Töne zugeschrieben wird.

Wohl am meisten diskutiert ist die *Schutzfunktion*, die die Binnenmuskeln ausüben sollen, wie sie zuerst Johs. Müller annahm im Sinne einer Reduktion der Trommelfellbewegungen bei übermäßigen Schalleinwirkungen. Daß bei letzteren diese Wirkung keine zuverlässige sein kann, beweisen die Rupturen des Trommelfells, die dabei eintreten können, und wie schon Hensen betont, um so eher bei bereits stärker gespanntem Trommelfell eintreten müssen. Bezold[5]) betrachtet den Tensor zugleich auch als *Schutzapparat für das Amboß-Steigbügelgelenk und das ovale Fenster*. Besonders käme nun aber auch eine *Schutzwirkung für das Endorgan im inneren Ohre* in Betracht, zumal ja nachweislich bei willkürlichen und reflektorischen Tensorkontraktionen eine Abschwächung der Schallwahrnehmung durch Dämpfung eintritt. Anderseits konnten wir feststellen, daß bei unseren Versuchspersonen eine wirksame Herabsetzung unangenehmer, besonders hoher Schallempfindungen nicht eintritt[6]), wenn auch, wie Köhler annimmt, allen Schallstärken bestimmte Grade der Tensorkontraktion zugeordnet sein könnten.

Die Tierversuche von Kato[7]) haben gezeigt, daß bei schwachen Schallreizen zunächst nur der Stapedius zuckt, und zwar bei kurzdauernden kurz, bei länger dauernden entsprechend länger tetanisch, und daß erst bei größeren Intensitäten auch der Tensor reagiert, und auch wieder bei kurzen Reizungen zuckend, bei längeren mit längeren Tetanis. Für den Tensor gilt dies genau nach meinen Versuchen auch für den Menschen mit der Einschränkung, daß beim Menschen diese Reflexe offenbar nicht allgemein, sondern nur bei wenigen Individuen erfolgen, wie auch schon Schäfer[8]) betont, daß es noch fraglich sei, ob allgemein unter normalen Verhältnissen tetanische Tensorkontraktionen vorkommen. Aus diesen Tatsachen ergibt sich, daß die Frage nach der *Bedeutung der Binnenmuskeln für die Hörfunktion* wohl nur im Hinblick auf manche Tiere einer positiven Lösung irgendwelcher Art zugeführt werden kann, die dann auch für jene wenigen Menschen Gültigkeit haben mag, während diese Muskeln hinsichtlich ihrer Bedeutung beim Menschen im allgemeinen als rudimentär und außer aktiver Funktion betrachtet werden dürfen. Ihre Beweglichkeit müßte, wenn wir doch allgemein eine solche annehmen wollten, so geringfügig sein, daß sie dem Nachweise durch die bis jetzt angewandten Methoden entgingen; dies liegt nicht ganz außerhalb der Möglichkeit, da, wie erwähnt, Tensorreflexe auch

[1]) Köhler, W.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg., Psychol. Abt., Bd. 54, S. 241. 1910.
[2]) S. auch K. L. Schäfer: Nagels Handb. d. Physiol. Bd. III, 2. S. 558. 1905.
[3]) Ostmann: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1899, S. 546.
[4]) Perekalin: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 8, S. 473. 1924.
[5]) Bezold: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 16, S. 37. 1880.
[6]) Mangold u. Eckstein: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 152, S. 612. 1913.
[7]) Kato: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 150, S. 569. 1913.
[8]) Schäfer: Nagels Handb. d. Physiol. Bd. III, 2, S. 558. 1904.

in nichtregistrierbarem Ausmaße bei einzelnen Menschen vorkommen; ob bei allen, wird sich nicht feststellen lassen. So muß bis auf weiteres eine aktive Funktion der Binnenmuskeln für das Hören des Menschen für die Allgemeinheit dahingestellt bleiben.

Für den Menschen bliebe dann noch die *rein mechanische Bedeutung* dieser Muskeln als elastische, einzelne Teile des Mittelohrs verbindende Gebilde, also als Teile des Bandapparats, übrig, die die von ihnen verbundenen Teile in ihrer gegenseitigen Lage zu halten suchen, was natürlich indirekt auch wieder der Schalleitung zugute kommen würde. Eine derartige Anschauung würde anschließen an diejenige von Politzer[1]), der die Binnenmuskeln für die *Regulation der Spannungsverhältnisse im Gehörorgan* in Anspruch nimmt, indem sie die durch die variablen Luftdruckschwankungen im äußeren und mittleren Ohre bedingten Änderungen in der Stellung und Spannung der Gehörknöchelchenkette und des Labyrinthinhaltes beseitigen[2]). Hierdurch würde das von Bezold[3]) betonte *außerordentlich labile Gleichgewicht*, in dem die sämtlichen Zugkräfte auf die Leitungskette zueinander stehen müssen, um auch die schwächsten Schallwellen noch zur erregenden Wirkung zu bringen, aufrechterhalten bzw. immer wieder hergestellt werden können. Denker und Brünings[4]) heben diese *elastische Regulation* besonders für die Gelenkverbindungen der Gehörknöchelchen hervor.

Während diese Auffassung von der druckregulierenden Funktion vielseitigen Anklang gefunden hat[5]), den auch K. L. Schäfer[6]) nicht ganz von der Hand weist, sieht dieser daneben das Hauptmittel zum Ausgleich von Störungen für das innere Ohr in den Zirkulationsverhältnissen und für das Mittelohr in der Druckregulierung durch die zeitweilige Öffnung der Tube.

VII. Allgemeine und vergleichend-physiologische Betrachtungen über die Funktion des Mittelohres.

In den vorstehenden Ausführungen wurde eine Reihe von Tatsachen erwähnt, die von Wichtigkeit sind für die Anschauungen über die *Bedeutung des mittleren Ohres für die Schalleitung* zum inneren Ohre. Im großen ganzen wird eine solche ja ziemlich allgemein angenommen, und es ist klar, daß das mittlere Ohr einen vermittelnden Weg zwischen dem äußeren und inneren darstellen muß. Die Frage ist nur, ob auch auf die einzelnen Teile des so verwickelt eingerichteten Mittelohrapparates bestimmte Rollen verteilt sind, deren Zusammenspiel für die Schallaufnahme günstig und zweckmäßig und für eine optimale und normale Hörfunktion vielleicht sogar notwendig ist. Es können hier nicht alle in den vorhergehenden Abschnitten angeführten Tatsachen und Anschauungen wiederholt werden, die für uns gegen eine solche Auffassung sprechen, es soll nur nochmals hervorgehoben werden, daß neben oder an Stelle der Schalleitung wohl auch die *druckregulierende Schutzwirkung* für das innere Ohr dem Mittelohre eine physiologische Existenzberechtigung gewähren würde, sofern es gelingen würde, jene als hervorragendste Aufgabe des Mittelohrapparates sicherzustellen.

Die richtige Auffassung liegt vielleicht in der Mitte und würde sowohl Schalleitung wie Schutzfunktion des Mittelohrapparates annehmen. Die Theorie muß

[1]) Politzer: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 4, S. 23. 1869.
[2]) Politzer: Lehrb. d. Ohrenheilk. 1901.
[3]) Bezold: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 16. 1880.
[4]) Denker u. Brünings: Lehrb. d. Krankh. d. Ohres. Jena 1915.
[5]) zum Beispiel Pohlmann: zitiert nach Ber. üb. d. ges. Physiol. u. Pharmakol. Bd. 15, S. 527. 1922.
[6]) Schäfer, K. L.: Nagels Handb. d. Physiol. Bd. III, 2, S. 559. 1904.

natürlich vor allem den Bau und die physikalischen Eigenschaften der beteiligten Gebilde berücksichtigen. Gerade hierbei liegt aber die große Schwierigkeit darin, daß man sich vor jeder einseitigen Überschätzung der Bedeutung des einen oder anderen Teiles hüten muß. Daher wird die Physiologie des Mittelohres des Menschen sich niemals allein durch Untersuchungen des menschlichen Gehörorgans erschöpfend erörtern lassen. Vielmehr wird, neben den Erfahrungen der Pathologie, besonders die *vergleichend-physiologische Betrachtungsweise* zum Ziele führen können, die uns zeigt, wie die einzelnen Gebilde bei Tieren mit menschenähnlichen Gehörfunktionen (Vögel) oder bei noch schärfer als der Mensch hörenden Tieren zum Teil völlig anders gestaltet, zum Teil völlig reduziert oder auch in ihrer Lage zueinander durchaus anders als beim Menschen orientiert sind.

In diesem Sinne liegt schon manche Arbeit vor, und es ist das Verdienst von H. Beyer[1]), die funktionelle Betrachtung des Gehörorgans, zunächst besonders des äußeren und mittleren Ohres, auf eine breitere vergleichend-anatomische Grundlage gestellt zu haben. Hieraus ergeben sich, wie seine zahlreichen Arbeiten zeigen, sehr wichtige Aufklärungen und neue Gesichtspunkte auch für die funktionelle Beurteilung des menschlichen Mittelohrs.

Schon Bezold[2]) hat nach Erfahrungen an Kranken die Auffassung vertreten, daß der Paukenhöhlenapparat in seiner Gesamtheit nur eine beschränkte Bedeutung habe, und zwar nur für die Übertragung der langwelligen tieferen Töne notwendig sei. Dies entspricht auch den Beobachtungen von K. L. Schäfer[3]) und Sessous, wonach auch Radikaloperierte noch mittlere, hohe und höchste Töne hören uud bei ihnen die Hördauer um so mehr verkürzt ist, je tiefer die Töne sind, und ferner auch dem experimentellen Ergebnis v. Eickens[4]) über den Eintritt von Schallschädigungen nach Wittmaack nach operativer Störung der Gehörknöchelchenkette.

Beyer[5]) zieht nun aus dem Studium vergleichend-anatomischer Befunde vollends den Schluß, daß für das Mittelohr bei einem großen Tierkreise eine Schallüberleitungsfunktion durch Trommelfell und Kette absolut unmöglich sein müsse, daß dies besonders für *Amphibien und Reptilien* gelte, sich ähnlich aber auch bei den Vögeln und zum Teil auch noch bei manchen Säugern verhalte. Er stützt sich hierbei auf alle die mannigfaltigen Befunde vom Fehlen eines Trommelfells oder der ganzen Paukenhöhle oder des runden Fensters[6]), bindegewebiger Verwachsung bis knöcherner Ankylose der Knöchelchen[7]), von Horizontalstellung des Trommelfells, von gänzlicher Aufgabe der Helmholtzschen Drehachse und einer Fülle von anderen Befunden, die sich jedenfalls mit den üblichen Anschauungen von den Funktionen dieser Teile beim Menschen durchaus nicht vereinbaren lassen, und daher auch Beyer zu der Auffassung führen, den Mittelohrapparat vorwiegend oder ausschließlich als Apparat zur Druckregulierung im Labyrinth und zur Balancierung und Dämpfung für die Bewegungen der Labyrinthflüssigkeit anzusehen, eine Schalleitungsfunktion dagegen von allen Teilen des äußeren und mittleren Ohres eigentlich nur dem äußeren Gehörgange und dem Luftraume der Paukenhöhle zuzuerkennen.

[1]) Beyer, H.: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 71, S. 258. 1907; Bd. 72, 75—78; Dtsch. med. Wochenschr. Jg. 33, S. 2069. 1907; Passows u. Schäfers Beitr. z. Anat. usw. d. Ohres Bd. 6, S. 92. 1913.

[2]) Bezold: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 75, S. 202. 1908.

[3]) Schäfer, K. L. u. Sessous: Dtsch. med. Wochenschr. Jg. 34, S. 1534. 1908.

[4]) v. Eicken: Verhandl. d. dtsch. otolog. Ges. 1909, S. 144.

[5]) Beyer, H.: Passow u. Schaefers Beitr. z. Anat. usw. d. Ohres Bd. 6, S. 92. 1913.

[6]) S. auch Bezold: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 75, S. 214. 1908.

[7]) S. auch H. Frey: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 139. 1911.

Es wäre dringend wünschenswert, mit diesen vergleichend-anatomischen und funktionellen Betrachtungen nun auch *vergleichend-physiologische Untersuchungen über den Gehörssinn der höheren Wirbeltiere* zu vereinigen. Die rein anatomisch-funktionelle Betrachtung reicht hier nicht aus. Wenn z. B. Beyer ebenso wie Bezold auch die Amphibien und Reptilien heranzieht, um sie als Beispiele für defektes Mittelohr bei vorhandener guter, zum Teil sogar scharfer Hörfunktion hinzustellen, so ist eine solche Beweisführung nicht ausreichend, da die Voraussetzung der Hörfunktion hier, wenn überhaupt, nur in sehr rudimentärem Grade gegeben ist. Hierhin hat sich, seitdem ich[1]) vor Jahren Gelegenheit hatte, diese Frage zu bearbeiten und auf den bis dahin fast völlig negativen Ausfall der Feststellungen von Gehörsreaktionen bei Amphibien und Reptilien hinzuweisen, dabei auch eigene experimentelle Untersuchungen an letzteren mitzuteilen, wie mir die ständige Verfolgung der einschlägigen Arbeiten gezeigt hat, kaum etwas in diesem Tatsachenbereiche geändert. Wenn bei diesen Tieren auch das Mittelohr noch nicht zweckmäßig differenziert erscheint, so könnte dies umgekehrt gerade dafür als Hinweis herangezogen werden, daß eine gute Hörfunktion eben nur bei entsprechend entwickeltem Mittelohr möglich sei. Hiergegen würde auch das nicht genügend beweiskräftig sein, daß allerdings, wie ich[1]) seinerzeit betonte, die sehr geringe, überhaupt nachweisbare Aufnahme der Schallreize beim Frosche offenbar tatsächlich auf das innere Ohr beschränkt ist.

Ähnlich ist es mit der an sich wahrscheinlich das Richtige treffenden Anschauung Beyers, daß die Kopfknochenleitung die ursprüngliche Form der Schallzuleitung darstellt, wofür auch wieder Fische und Amphibien herangezogen werden. Sehr ansprechend aber erscheint die Auffassung, daß, je mehr die Tiere Lufttiere wurden, um so mehr der Labyrinthinhalt in eine labile Lage gebracht und mit Druckregulierung versehen, auch zur *Erleichterung der Schallzuleitung* der Luftraum der Paukenhöhle eingeschaltet wurde.

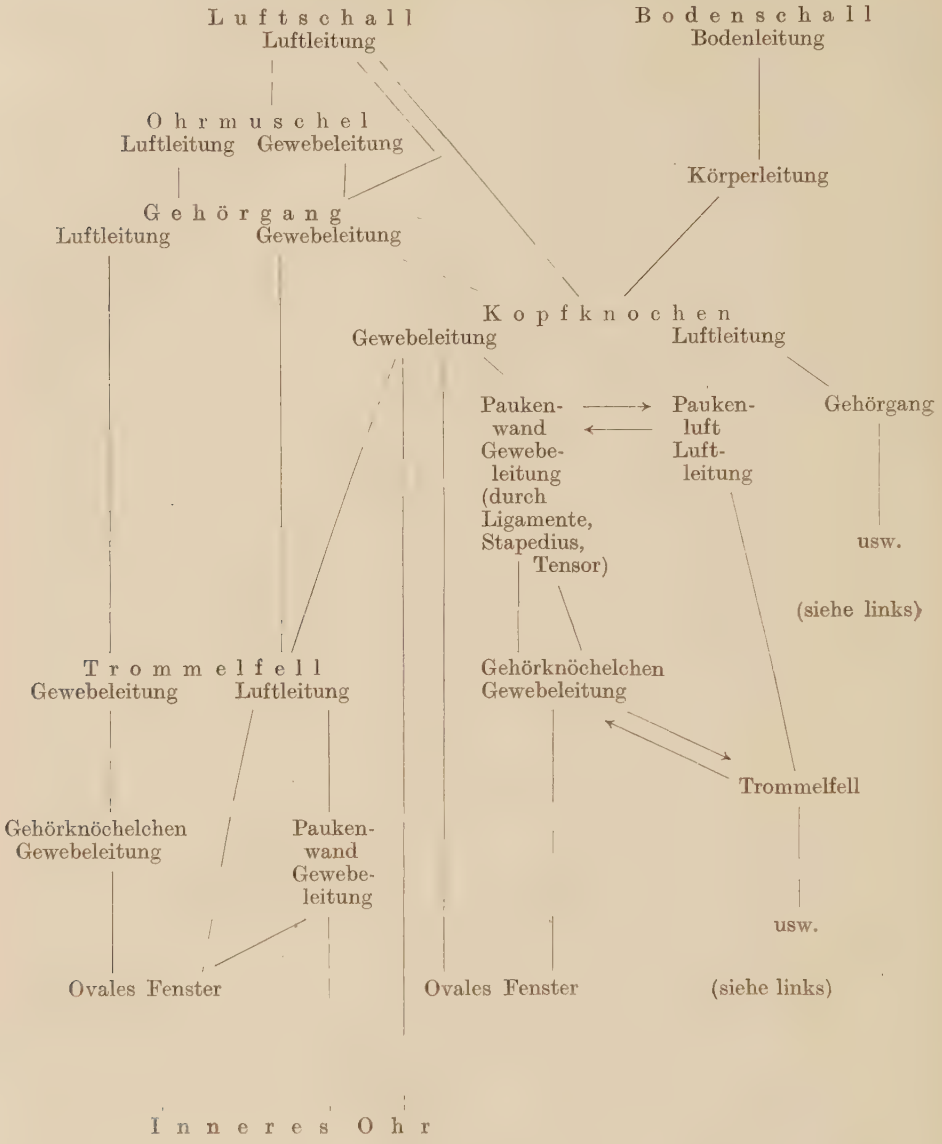
C. Wege der Schalleitung.

Man kann wohl sagen, daß das bisher dagegen vorgebrachte Material nicht ausreicht, um dem Mittelohre die Beteiligung an der Schallübertragung abzusprechen, und so sind ja auch, wie oben erwähnt, neue grundlegende Untersuchungen (O. Frank, s. S. 118) über diese Funktion auch von physiologischer Seite im Gange. Die Frage hängt ja sehr wesentlich mit derjenigen zusammen, wieweit die Schallerregung vorwiegend durch *Luftleitung oder Gewebeleitung* (besonders Knochen- und Knorpelleitung) vermittelt wird. Diejenigen, die das Mittelohr hauptsächlich als Druckregulierungs- und Schutzapparat für das innere Ohr ansehen, müssen entsprechend der Knochenleitung die bedeutendere Rolle zuschreiben, während anderseits doch schon die Folgen der Ausschaltung der Luftleitung des äußeren Gehörgangs darauf hinweisen, daß gerade diese Leitung für die volle Hörfähigkeit erforderlich ist. Wieweit Luft- und Gewebeleitung für die Schalleitung bis zum inneren Ohre in Betracht kommen, wieweit sie auch in der Reihe der lufthaltigen und festen Gebilde des Schädels miteinander abwechseln, wieweit ferner die auf den verschiedenen möglichen Wegen, auf deren einige wohl zuerst Politzer[2]) schon im Ludwigschen Laboratorium eingehender hingewiesen hat, erregten Schwingungen der beteiligten Gebilde miteinander interferieren, über alle diese Fragen hat man sich bisher noch kaum

[1]) Mangold, E.: Gehörssinn und statischer Sinn, in Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. Bd. IV, S. 916. 1912.

[2]) Politzer: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 1, S. 318. 1864.

Wege der Schalleitung durch das äußere und mittlere Ohr.



Zu diesem Schema will ich nur bemerken, daß ich das runde Fenster nicht dabei mit eingereiht habe. Sollte ihm gegen die vorherrschende Anschauung, die ihm die Funktion einer Gegenöffnung oder Ausweichestelle (s. S. 417) zuweist, doch noch eine Rolle für die Schallzuleitung zugeschrieben werden, so ist sein Platz in dem Schema leicht zu finden. Ferner habe ich die weiteren Vorgänge im inneren Ohre, besonders die Frage der Angriffspunkte des Reizes und ob die Nervenfasern des Cochlearis direkt hierbei beteiligt sind (Wittmaack), ebenfalls als für dieses Kapitel nicht zuständig in dem Schema unberücksichtigt gelassen.

Rechenschaft zu geben versucht, wenngleich über diese oder jene Einzelfragen schon gewisse Anschauungen oder Erfahrungen mitgeteilt wurden. Auch hier ist nicht die geeignete Stelle, alles bis jetzt hierüber Bekannte zusammenzutragen, da diese Fragen sich größtenteils nur durch Tatsachen der pathologischen Physiologie aufklären lassen und daher in dem betreffendem Abschnitt dieses Handbuchs von G. Runge behandelt worden sind. Ich halte es aber für notwendig, zur Ergänzung meiner vorliegenden Abhandlung über die schalleitende Funktion des äußeren und mittleren Ohres, auf Grund rein physiologischer Tatsachen und Überlegungen das nebenstehende Schema für die Schalleitung zum inneren Ohre zu entwerfen, das insbesondere die Möglichkeiten für Luft- und Gewebeleitung einmal vollständig zusammenstellt, wie es meines Wissens bisher in ähnlicher Form noch nicht versucht wurde. Und doch glaube ich, daß wir an Hand eines solchen Schemas eher imstande sein werden, die bisher bekannten einzelnen Tatsachen einzuordnen und in weiteren Untersuchungen zu prüfen, welche dieser möglich erscheinenden Einzelvorgänge bei der normalen und auch bei der pathologischen Reizleitung des Schalles (vgl. S. 411) verwirklicht werden.

Die pathologische Physiologie des schalleitenden Apparates.

Von

H. G. Runge

Jena.

Mit 5 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Urbantschitsch: Lehrb. d. Ohrenheilk. 4. Aufl. 1901, s. Symptomatologie S. 24, sowie Kapitel I—VI. — Quix: Die Bestimmung der Gehörschärfe durch Knochenleitung und Stimmgabelversuche. Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 4, S. 1. 1906. — Quix: Über Knochenleitung und Stimmgabelversuche. Ebenda Bd. 4, S. 37. — Runge: Über die Lehre der Knochenleitung und über einen neuen Versuch zu ihrem Ausbau. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 5, S. 289. 1923. — Runge: Beziehungen des pathologischen Befundes zur Ohrfunktion. Handb. d. spez. pathol. Anat. u. Histol., herausgeg. von Henke u. Lubarsch. Bd. XII, S. 735. 1926.

In den allerletzten Jahren ist das Interesse an den physiologischen Fragen des Gehörorgans wieder ein sehr reges geworden, und es sind eine große Anzahl sehr wichtiger Arbeiten erschienen, von denen ich vor allem auf die des Münchener Physiologen Frank hinweisen möchte, da sie in selten klarer Weise zu den Fragen der Schalleitung Stellung nimmt. Leider müssen wir Otologen die Nachprüfung seiner Berechnungen dem Physiker überlassen.

Ein Gebiet zur Kontrolle der hauptsächlich von physiologischer und physikalischer Seite erarbeiteten Grundlagen zur Physiologie des Hörens ist aber vollständig der Otologie überlassen, das ist die pathologische Physiologie. Auch unter pathologischen Bedingungen findet eine Hörfunktion statt, die auch bei schweren Veränderungen noch recht erheblich sein kann. Vor allem sind es die Fragen der Knochenleitung, die fast nur am pathologischen oder experimentell unter pathologische Verhältnisse gebrachten Gehörorgan studiert werden können. Bei der Deutung der physiologischen Fragen — darauf möchte ich gegenüber Ausführungen von anderer Seite hier hinweisen — die Ergebnisse der pathologischen Physiologie außer acht zu lassen, hieße vor einem großen Teil der wichtigsten Probleme die Augen schließen und würde sicherlich mehr Fehlschlüssen Tor und Tür öffnen, als durch falsche Schlüsse aus ihr in unsere normal physiologischen Anschauungen hineingebracht werden können.

Im folgenden will ich mich bemühen, erst einmal die Tatsachen, die uns die Pathologie des Gehörorgans gelehrt hat, zusammenzustellen, getrennt für Luftleitung und Knochenleitung. Im Anschluß daran werde ich untersuchen, inwieweit aus diesen Ergebnissen Schlüsse für die physiologischen Grundanschauungen gezogen werden können. Im letzten Abschnitt werde ich dann noch einige nicht mit der Hörfunktion in Verbindung stehende Störungen bei Erkrankung des Mittelohrs besprechen.

A. Luftleitung.

I. Äußeres Ohr.

a) Ohrmuschel.

Die Veränderungen, denen die Ohrmuschel ausgesetzt ist, sind sehr zahlreich. Größe und Stellung der Ohren wechseln teils individuell, teils beruhen sie auf Geschlechts- und Rassenunterschieden. So besitzen z. B. die Buschmänner sehr große, die Mongolen abstehende, die Kalmücken nach vorne gebogene Ohren usw.[1]). Weiter kennen wir die mannigfaltigsten Mißbildungen der Ohren, wie Fehlen einzelner Teile oder übermäßige Ausbildung, die entsprechend den experimentellen Untersuchungen (siehe normal-physiologischen Teil) niemals zu einem nennenswerten Einfluß auf die Hörwahrnehmung geführt haben. Wo genauere Untersuchungen stattgefunden haben, wird ein solcher Einfluß durchweg bestritten, z. B. in den Fällen von Toynbee[2]) und Virchow[3]).

Erst wenn die Ohrmuschel vollständig fehlt, scheint ein leichter Einfluß dieser Schädigung nachweisbar zu sein. Bürkner[4]) berichtet über einen Patienten, der durch einen Unfall die rechte Ohrmuschel mit Ausnahme des Tragus verloren hatte. Das Trommelfell war von außen her ohne Geradestreckung durch einen Spalt sichtbar. Bei diesem Mann war bei Prüfung in der Gehörgangsachse ein Unterschied in der Hörschärfe beider Ohren nicht nachweisbar. Wurde die Uhr aber nach vorne oder hinten verschoben, so zeigte sich für die kranke Seite eine weit schnellere Abnahme der Hörschärfe als für die gesunde, und zwar machte sich dies nach vorne zu noch mehr bemerkbar als nach hinten. Danach wäre der Ohrmuschel doch ein gewisser Einfluß auf die Hörschärfe zuzubilligen für all die Schallwahrnehmungen, die nicht gerade aus der Richtung der Gehörgangsachse kommen.

Auch für die Erkennung der Schallrichtung ergab sich hier ein Einfluß der fehlenden Ohrmuschel. Bei verbundenen Augen und freiem gesundem Ohr irrte der Patient sich kaum in der Schallrichtung, bei allein freiem defektem Ohr hingegen fast stets. Wurden beide Ohren frei gelassen, so wurde die Richtung im ganzen richtig angegeben, doch zeigten sich immerhin mehr Fehler, wenn der Schall von der Seite der kranken Ohrmuschel, als wenn er von der gesunden Seite her kam. Auch Gradenigo[5]) fand bei einem ähnlichen Patienten Verlust der Schallokalisation. Literatur siehe Franke[6]).

b) Gehörgang.

Verengerungen des Gehörgangs, selbst höchsten Grades, pflegen ohne deutlich nachweisbaren Einfluß auf die Hörfähigkeit zu bleiben. Wieweit ein Verschluß des Gehörgangs auf das Hörvermögen einwirkt, hängt einmal von der Substanz der verschließenden Massen ab; Baurovicz[7]) führt aus, daß bei Keratosis obturans trotz der Ausfüllung des Gehörgangs mit Epidermismassen das Gehör unverhältnismäßig wenig beeinträchtigt wird, selbst in solchen Fällen, bei denen Druckatrophien des Knochens durch diese Epidermismassen verursacht werden. Stärker ist nach ihm der Einfluß auf die Hörfähigkeit bei den

[1]) Urbantschitsch: Lehrb. d. Ohrenheilk., S. 231. 1901.
[2]) Toynbee: Die Krankheiten des Gehörorgans, ihre Natur, Diagnose und Behandlung, S. 12. Würzburg 1863.
[3]) Virchow: Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 30, S. 227. 1864.
[4]) Bürkner: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 22, S. 201. 1885.
[5]) Gradenigo: Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 2, S. 342. 1904.
[6]) Franke: Sammelreferat. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 6, S. 219. 1913.
[7]) Baurovicz: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 47, S. 1581. 1910.

Epidermispfropfen, bei denen Epidermiszellen und Cerumen gemischt einen festeren Verschluß bilden. Vor allem die tiefen Töne erfahren hier eine stärkere Behinderung, während die obere Hörgrenze auch in den schwersten Fällen nach Hegener[1]) nie um mehr als 3000 Schwingungen bei der Prüfung mit dem Monochord herabgesetzt wird. Während Burkhardt-Merian[2]) angibt, daß das Ergebnis der Prüfung mit der Galtonpfeife durch Cerumen überhaupt nicht geändert werde, stellte Struyken[3]) demgegenüber in 12 Fällen fest, daß doch eine Herabsetzung der oberen Grenze von fast immer mehr als 1000 Schwingungen bei solchen Patienten vorhanden war, die nach der Entfernung des Pfropfens wieder normales Gehör hatten; relativ geringer ist die Herabsetzung durch Cerumen bei Fällen mit schon anderweitig vermindertem Hörvermögen.

Zu etwa gleichem Ergebnis kamen in letzter Zeit Dean und Bunch[4]), die ihre Untersuchungen mit einem Audiometer, einem Elektronenröhrenapparat, ausführten. Auch sie stellten fest, daß bei künstlichem wie pathologischem Verschluß des Gehörgangs eine Abschwächung aller Töne der Luftleitung stattfindet, die auch an der oberen Grenze eine deutliche Herabsetzung bei solchen Fällen bewirkt, die nach der Entfernung des Hindernisses einen normalen Hörbefund haben.

Stärkere Gehörverschlechterungen finden sich bekanntlich, sobald zugleich ein stärkerer Druck auf das Trommelfell und damit auch auf die Gehörknöchelchenkette ausgeübt wird. Bezold gibt an, daß bei allseitigem Anliegen des Cerumens an Wandung und Trommelfell Flüstersprache noch auf durchschnittlich 10 cm gehört wird.

Von größerem Belang sind die funktionellen Verhältnisse bei Gehörgangsatresien. Allerdings liegt bei ihnen meist, soweit es sich nicht um Verletzungsfolgen, sondern um Bildungsanomalien handelt, nicht nur eine Störung im Gehörgang, sondern auch eine solche des Mittelohrs vor. Das Labyrinth pflegt in diesen Fällen fast stets intakt zu sein, nach Alexander[5]) ist auch das Antrum regelmäßig vorhanden, wenn auch häufig verkleinert, die Gehörknöchelchen sind dagegen meist rudimentär, verschmolzen oder fehlend, das Trommelfell fehlt oder ist eine feste Platte. Dagegen wird der Stapes fast durchweg intakt befunden, ebenso wie die runde Fenstermembran. Trotz dieser weitgehenden Störungen ist die Hörschärfe meist nur mäßig herabgesetzt, so daß nach Bezold[6]) auch die von doppelseitiger Mißbildung betroffenen Kinder imstande sind, die Sprache genügend zu erlernen. Taubheit für Stimmgabeln besteht nach ihm nur bis in die eingestrichene Oktave. Ebenso berichten Brühl[7]) und Steinbrügge[8]), daß solche Kinder vollständig dem gewöhnlichen Schulunterricht folgen konnten. Struyken[3]) hat in einem Fall von häutiger Atresie auch die oberen Grenzwerte untersucht. Umgangssprache wurde hier vor der Operation nur auf $^1/_2$ m gehört. Die obere Grenze des später normal hörenden Ohres war bei Luftleitung bis auf 10 000 Schwingungen herabgesetzt, bemerkenswert ist demgegenüber, daß die

[1]) Hegener: Kritische Untersuchungen zur oberen Hörgrenze. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 44, S. 749. 1910.

[2]) Burkhardt-Merian: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 22, S. 177. 1885.

[3]) Struyken: Tabellen über die obere Hörgrenze usw. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 6, S. 289. 1913.

[4]) Dean u. Bunch: The study of the tonal ranges in lesions of the middle ear. Ann. of otol., rhinol. a. laryngol. Bd. 31, S. 617. 1922.

[5]) Alexander: Zeitschr. f. Ohrenheilk. u. Krankh. d. Luftwege Bd. 55, S. 144. 1908.

[6]) Bezold: Zeitschr. f. Ohrenheilk. u. Krankh. d. Luftwege Bd. 26, S. 1. 1895.

[7]) Brühl: Zeitschr. f. Ohrenheilk. u. Krankh. d. Luftwege Bd. 50, S. 5. 1905 u. Bd. 52, S. 232. 1906.

[8]) Steinbrügge: Pathologische Anatomie des Gehörorgans. Berlin 1891.

obere Grenze für Knochenleitung nach der Operation etwas tiefer war als vorher. Hingewiesen sei noch auf die Sammlung entsprechender Fälle durch ALEXANDER[1]) und BEYER[2]) mit gleichartigen Ergebnissen.

II. Mittelohr.

a) Trommelfell.

Die Berichte in der Literatur über Störungen der Hörfähigkeit, die durch auf das Trommelfell beschränkte pathologische Veränderungen hervorgerufen werden, sind wenig zahlreich. Die Schwierigkeit liegt darin, daß es so schwer oder meist ganz unmöglich ist, den Einfluß des Trommelfells isoliert von den oft vorhandenen gleichzeitigen Veränderungen der Gehörknöchelchenkette zu prüfen und zu entscheiden, ob isolierte Störungen des Trommelfells vorliegen.

Ob Wölbungsanomalien des Trommelfells einen Einfluß auf die Schalleitung ausüben, erscheint noch unsicher, da es nach POLITZER[3]) für die Intensität der Schallfortpflanzung gleichgültig ist, ob die Membran gegen den auffallenden Schall konkav oder konvex gekrümmt ist. Dagegen meint URBANTSCHITSCH bei der Besprechung der Wölbungsanomalien, daß Veränderungen in der Schalleitung zum Teil auf Schwingungsanomalien des abnorm gespannten Trommelfells beruhen. Daß derartige Spannungsunterschiede wirklich Hörstörungen hervorrufen können, dafür sprechen auch die experimentellen Untersuchungen von WADA[4]), der an tierischen wie an künstlichen Membranen zeigen konnte, daß Spannungsvermehrung die Übertragung der tiefen Töne verschlechtert.

Die Neigung des Trommelfells zur Gehörgangsachse übt keinen wesentlichen Einfluß auf die Hörwahrnehmung aus [POLITZER[5])].

Weiterhin bemerkt schon SCHWARTZE[6]) bei Besprechung der Indikation zur künstlichen Trommelfellperforation, daß bei isolierten Verdickungen und Kalkablagerungen die Hörstörung gering, in einzelnen Fällen das Hörvermögen sogar „überraschend gut" war. Ebenso kommt BEZOLD in seinen „Schuluntersuchungen" zu dem Schluß, daß der Einfluß der leichteren Veränderungen des Trommelfells wie circumscripte und diffuse Trübung, nur als ganz geringfügig zu bewerten sei. Auch meine eigenen Versuche[7]) sprechen in demselben Sinne. Daß isolierte Perforationen des Trommelfells eine gewisse Störung in der Schallperzeption bedingen, scheint unzweifelhaft zu sein. Nach NOTHERS[8]) finden wir nach Trommelfellruptur einen Defekt im unteren Teil der Tonskala, während die obere Grenze, wenn überhaupt, nur in sehr geringem Grade herabgesetzt sei. Nach BLAKE[9]) und BURKHARDT-MERIAN[10]) bedingt eine Perforation sogar eine Verstärkung der Perzeption für hohe Töne, während ich bei STRUYKEN[11]) nichts derartiges vermerkt finde.

[1]) ALEXANDER: Zeitschr. f. Ohrenheilk. u. f. Krankh. d. Luftwege Bd. 55, S. 144. 1908.
[2]) BEYER: Zur Schalleitungsfrage. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 6, S. 92. 1913.
[3]) POLITZER: Zur physiol. Akustik und deren Anwendung auf die Pathologie des Gehörorgans. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 6. S. 35. 1873.
[4]) WADA: Beiträge zur vergleichenden Physiologie des Gehörorgans. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 202, S. 45. 1924.
[5]) POLITZER: Lehrb. d. Ohrenheilk. 5. Aufl. Stuttgart 1908.
[6]) SCHWARTZE: Studien und Beobachtungen über die künstliche Perforation des Trommelfells. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 2, S. 24. 1867.
[7]) RUNGE: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 5, S. 363. 1923.
[8]) NOTHERS: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 23, S. 19. 1892.
[9]) BLAKE: Arch. f. Augen- u. Ohrenheilk. Bd. 3, I. Abt., S. 208.
[10]) BURKHARDT-MERIAN: Vergleichende Ergebnisse verschiedenartiger Hörprüfungen. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 22, S. 177. 1885.
[11]) STRUYKEN: Zitiert auf S. 438.

Das galt für Veränderungen des Trommelfells allein. Anders liegen die Verhältnisse bei Kombination von Trommelfellveränderungen mit Fixation der Gehörknöchelchenkette. Hierbei berichten die Autoren, die Versuche mit der künstlichen Perforation des Trommelfells angestellt haben, übereinstimmend, daß danach eine deutliche Hörverbesserung erzielt wurde, die allerdings nicht konstant blieb, sondern mit der unvermeidlichen Ausheilung des Trommelfells wieder zurückging. Durch die Perforation wird den Schallwellen die Möglichkeit geboten, unter Umgehung der Gehörknöchelchenkette auf den Stapes einzuwirken und ihn isoliert in Schwingungen zu versetzen. Dies wird dadurch bewiesen, daß bei der Stapesfixation der Otosklerose eine solche Trommelfellperforation keine Hörverbesserung erzeugt [Frey[1])].

Einen gewissen Einfluß scheinen die Narbenbildungen im Trommelfell auf die Hörfunktion zu haben, die aber wohl nie ohne gleichzeitige Veränderungen an der Gehörknöchelchenkette zu finden sind. Schönemann[2]) fiel es auf, daß Patienten mit Narbenbildung sehr wechselnde, schwankende Hörfähigkeit angeben. Er kommt zu dem Schluß, „chronische Mittelohrschwerhörigkeiten, bei denen bewegliche Trommelfellnarben gefunden werden, zeigen oft beträchtliche Schwankungen im Hörvermögen. Es scheint, daß die als Narben früherer Perforationen entstandenen Residuen insofern günstiger gestellt sind, als bei diesen Gehörorganen die Hörschwankungen viel auffälliger waren als bei den durch genuine Atrophie entstandenen Trommelfellnarben". Als Ursache dieser Erscheinung nimmt er einen Ausgleich der Luftdruckschwankungen in der Paukenhöhle durch die Narben an, entsprechend den Ausführungen von Urbantschitsch[3]), der sogar für das normale Trommelfell eine gewisse Luftdurchlässigkeit nachgewiesen hat.

Nach Blake[4]) ist das Perzeptionsvermögen für hohe Töne (mit Königschen Klangstäben geprüft) bei festen Narben normal. Waren sie dagegen relaxiert, so erschien die Perzeption für hohe Töne vermindert.

b) Paukenhöhle.

Häufig finden wir Störungen der Schallübertragung, die bedingt sind durch Luftverdünnung im gesamten Mittelohr, während die Verdichtung nur künstlich für kurze Zeit hervorgerufen werden kann. Subjektiv empfinden wir bei dieser Luftverdünnung außer der leichten Schwerhörigkeit ein Gefühl von Vollsein und Spannung im Ohre, gelegentlich begleitet von Klingen. Schon Joh. Müller wies dabei auf die veränderte Spannung des Trommelfells hin, gleichzeitig werden aber natürlich die Gehörknöchelchenkette sowie die Fensternischen in ihrer Bewegungsfähigkeit gehindert sein.

Diese Luftverdünnung ist eine Folge des pathologischen Tubenverschlusses. Alle entzündlichen sowie stenosierenden Veränderungen in Nase und Rachen zeigen eine große Neigung, die an sich enge Tube zur Verschwellung zu bringen, so daß beim Schluckakt keine Eröffnung des Ostiums mehr erfolgen kann. Im Mittelohr wird dann durch die die gesamten Räume auskleidende Schleimhaut eine Luftresorption, entsprechend den bekannten Verhältnissen beim Pneumothorax, erfolgen, die hier allerdings, da die starren Wandungen des Mittelohrs nicht folgen können, nur zu einer Luftverdünnung führt. Genauere Mitteilungen über die Resorptionsfähigkeit der Schleimhaut der Paukenhöhle ver-

[1]) Frey: Diskussionsbemerkung. Verhandl. d. dtsch. otol. Ges. 1910, S. 89.

[2]) Schönemann: Über den Einfluß nachgiebiger Trommelfellnarben usw. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 44, S. 683. 1910.

[3]) Urbantschitsch: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 44, S. 193. 1910.

[4]) Blake: Arch. f. Augen- u. Ohrenheilk. Bd. 3, I. Abt., S. 198. 1873.

danken wir Zalewski[1]). Die einzig nachgiebige Stelle, das Trommelfell, wird bei dieser Verdünnung durch Luftdruck von außen her erheblich einwärts gedrückt und zugleich findet auch eine Verlagerung des Hammers statt. Dieser wird mit dem freien Ende seines langen Fortsatzes nach medial gedrängt, außerdem aber wird durch die fixierenden Bandverbindungen an Hals und Kopf des Hammers der Stiel mit dem freien Ende weit nach hinten verlagert, wobei der Hammer im ganzen ein weniges gegen das Tegmen der Paukenhöhle angehoben wird. Erfolgt in nicht zu langer Zeit ein Ausgleich der Luftdruckverhältnisse, so können Trommelfell und Gehörknöchelchen die normale Lage wiedergewinnen, bleiben diese pathologischen Verhältnisse aber länger bestehen, so erfolgt leicht eine Fixation der Gehörknöchelchenkette in dieser anormalen Lage, wobei also pathologische Spannungen des Trommelfells, der gesamten Bandverbindungen sowie unter Umständen Anlagerungen des Hammer- resp. Amboßkopfes an das Dach der Paukenhöhle, bedingt durch vorhergegangene Verklebungen, die Folge sind. Da die entzündliche Ursache dieses ganzen Zustandes nun häufig auch auf die Paukenhöhle übergreift, bilden sich leicht außer den normalen Bandverbindungen noch pathologische Verbindungen, die, allmählich in Narbengewebe umgewandelt, zu hochgradigen Fixierungen der Gehörknöchelchenkette in ihrem ganzen Bereich führen können.

Als Folge der Luftverdünnung im Mittelohr kann es zu einem Hydrops ex vacuo, zu einer Transsudatbildung, kommen. Politzer[2]) fand nun, daß bei dünnflüssigem Sekret bei Neigung des Kopfes nach vorn eine auffällige Hörverbesserung eintritt, während bei Neigung des Kopfes nach rückwärts die Hörweite abnimmt. Es muß dies wohl auf dem Ab- und Zufließen der Flüssigkeit von und gegen die Fenstermembranen beruhen. Die Hörfähigkeit für tiefe Töne ist bei diesen Fällen stärker eingeschränkt, die hohen Töne nehmen dagegen nach Struyken an dieser Störung nicht teil. Erst bei starker Sekretfüllung erniedrigte sich die obere Hörgrenze um 1000—3000 Schwingungen. Noch stärkere Herabsetzung fand sich bei purulentem Mittelohrkatarrh, auch wenn nach Abklingen der Erkrankung das Gehör später wieder fast ganz normal wurde.

c) Gehörknöchelchen.

Viel studiert ist die Wichtigkeit der einzelnen Hörknöchelchen für das Hören. Nach Bezold[3]) ist es vor allem die Behinderung des Stapes, die starke Hörstörungen hervorruft.

Von den beiden anderen Gehörknöchelchen ist vor allem der Hammer stärkeren Fixationen leicht ausgesetzt. Am Hals ist er durch die normalen Bandverbindungen weitgehend festgelegt, dazu treten gelegentlich Anlagerungen und Verklebungen des Hammerkopfes mit dem Dach der Paukenhöhle. Ich habe von einer Anzahl derartiger Fälle die funktionelle und histologische Untersuchung veröffentlichen können. Bei derartig doppelt fixiertem Hammer fand sich, wenn nur der Steigbügel einigermaßen frei schwingen konnte, nur eine geringe Abschwächung der Hörfähigkeit für die tiefen Gabeln, z. B. bei c noch zwei Drittel des Normalwertes und Heraufrückung der unteren Hörgrenze nur bis in die Kontraoktave. Die Diskussion über den Einfluß einer Ankylose des Hammer-Amboßgelenkes ist hinfällig geworden, seitdem durch Frey[4]) und Göbel[5])

[1]) Zalewski: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 51, S. 9. 1917.
[2]) Politzer: Lehrb. d. Ohrenheilk. S. 257. 1908.
[3]) Bezold: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 26. 1894.
[4]) Frey: Verhandl. d. dtsch. otol. Ges. 1910, S. 113.
[5]) Goebel: Passow-Schaefers Beitr. Bd. 4, S. 385. 1911.

nachgewiesen worden ist, daß hier ein Gelenk im Sinne der Helmholtzschen Annahme nicht besteht.

Um bei starken Verwachsungen der Gehörknöchelchenkette freie Schwingungsmöglichkeit für den Steigbügel zu erhalten, ist in früheren Zeiten häufig der Versuch gemacht worden, nach dem Vorgange von Kessel[1]) operativ einzelne Gehörknöchelchen zu entfernen (Hammer, Amboß). Eine größere Anzahl von Autoren, z. B. Gradenigo[2]), konnte auch über anfänglich sehr gute Hörverbesserungen berichten, so daß Flüstersprache wieder auf 5 m Entfernung gehört wurde (normal 20 m). Diese Besserungen waren aber nicht von Dauer, da die gesetzte Trommelfellöffnung sich wieder schloß und infolge der auftretenden Reaktion sich verstärkte Verwachsungen ausbildeten [Lucae[3])]. Trotzdem scheinen mir diese Ergebnisse wichtig für die Beurteilung des Einflusses der Gehörknöchelchenkette auf die Hörfunktion, da in solchen Fällen die vor der Operation schlechte Hörfunktion sich besserte, solange die Schallwellen frei zum Stapes gelangen konnten und dieser nicht fixiert war. Bildeten sich erneut Verwachsungen aus, was, wie gesagt, fast durchweg der Fall war, so wurde das Hören abermals schlecht. Beyer[4]) berichtet über einen sehr sorgfältig untersuchten Fall traumatischer Amboßluxation, bei dem die Entfernung des Amboß die Hörfähigkeit von vorher Flüstersprache am Ohr auf 3—4 m Entfernung besserte. Diese Hörfähigkeit blieb auch nach Ausheilung des Trommelfells bestehen. Hier ist wohl, was fast nur bei traumatischen Perforationen möglich ist, eine Entzündung ausgeblieben und dadurch auch weiterhin die freie Schwingungsfähigkeit des Stapes erhalten worden.

Für die Studien über die Bedeutung des Mittelohrs für die Hörfunktion sind häufig die Verhältnisse nach der Radikaloperation herangezogen worden. Bei dieser Operation werden Trommelfell, Hammer und Amboß entfernt. Aber schon Gradenigo[5]) hat darauf hingewiesen, daß auch hier starke Störungen am zurückbleibenden Steigbügel infolge der reaktiven Verwachsungen in den Fensternischen auftreten müssen. Wir werden daher in den meisten Fällen recht starke Behinderungen der Hörfähigkeit antreffen. Desto wichtiger sind für unsere Zwecke, d. h. die Feststellung, welche Übertragungsmöglichkeiten im günstigsten Falle unter diesen Verhältnissen noch möglich sind, die Fälle mit besonders gutem Hörvermögen.

Die untere Hörgrenze wurde bei Radikaloperierten vor allem durch Schaefer und Sessous[6]) exakt geprüft. Sie fanden dabei, daß diese hier nur mäßig eingeschränkt wird, in einem Falle wurde als tiefster Wert A_2, in einem anderen H_2 gefunden. Wagner[7]) stellt ebenso einmal Dis_1 fest. Allerdings ist damit, worauf Schaefer und Sessous hinwiesen, noch nicht bewiesen, daß diese Töne nun auch richtig gehört wurden, da es immerhin möglich sei, daß nur Obertöne zur Wahrnehmung gelangten. Schaefer und Sessous scheinen mir nach ihren Ausführungen der Ansicht zuzuneigen, daß unter den angegebenen Verhältnissen der Steigbügel funktionsunfähig geworden sei, hier also nur noch eine Übertragung durch Gewebeleitung möglich sei, schon Boenninghaus hat aber seine Ansicht dahingehend betont, daß in diesen Fällen doch wohl dem Stapes noch eine große physiologische Bedeutung zukomme, und ich sehe bisher keinen Grund, weshalb

[1]) Kessel: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 11, S. 199. 1876.
[2]) Gradenigo: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 54, 55.
[3]) Lucae: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 22, S. 230. 1885.
[4]) Beyer: Passow-Schaefers Beitr. Bd. 6, S. 92. 1913.
[5]) Gradenigo: Über die Erfolge der zu akustischen Zwecken unternommenen chirurgischen Eingriffe in der Trommelhöhle. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 54, S. 1. 1902.
[6]) Schaefer u. Sessous: Verhandl. d. dtsch. otol. Ges. 1908, S. 87.
[7]) Wagner: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 34, S. 165. 1899.

wir uns dieser Ansicht nicht anschließen könnten. Wir werden aber später bei Erörterung des Thema Knochenleitung noch auf diese Frage zurückkommen müssen.

Zur Prüfung der hohen Töne bei Radikaloperierten liegen eine ganze Reihe von Arbeiten von WAGNER[1]), GROSSMANN[2]), SCHWENDT[3]) und HEGENER[4]) vor. Alle stellen übereinstimmend fest, daß die obere Hörgrenze nach der Operation in vielen Fällen nicht herabgesetzt war. Demgegenüber bemerkt aber BOENNINGHAUS[5]), meines Erachtens mit Recht, daß diese scheinbare Nichtbeeinflussung der hohen Töne sich durch die bekannte Empfindlichkeit des Labyrinths gegen diese erkläre. Es lasse sich hier also eine Beeinflussung schwerer nachweisen. Wenn man aber in solchen Fällen nicht nur mit der Galtonpfeife am Ohr prüfe, sondern auch in welcher Entfernung vom Ohr sie noch vernommen werde, so finde man doch eine deutliche Herabsetzung der Empfindlichkeit.

Haben wir den Wunsch, uns über die Hörfunktion bei in ihrer Schwingungsfähigkeit behinderter Stapesplatte zu unterrichten, so stehen uns dazu zwei Krankheitsbilder zur Verfügung. Einmal der Adhäsivprozeß, zweitens die Otosklerose.

Beim Adhäsivprozeß ist durch Verwachsungen zwischen den Gehörknöchelchen unter sich und mit der Paukenhöhlenwand eine Festlegung der Kette einschließlich des Steigbügels erfolgt, oder dieser wird nur durch den Druck der vorderen beiden Knöchelchen derartig fest in die Nische des ovalen Fensters hineingedrängt, daß seine Bewegungsfähigkeit so gut wie aufgehoben ist.

Die Otosklerose ist eine Knochenerkrankung. Bei ihr bilden sich durch pathologisches Knochenwachstum knöcherne Verbindungen zwischen den Labyrinthkapselknochen und der Steigbügelplatte aus. Diese können in schmälerem Bezirk eine Brücke bilden oder nahezu in der ganzen Peripherie die Stapesfußplatte einmauern und diese um das Mehrfache des Normalen verdicken. Das Mittelohr pflegt in der Mehrzahl der Fälle bei dieser Erkrankung sonst völlig normal zu sein, dagegen treffen wir im Innenohr häufig degenerative Prozesse an Sinnesendstellen und Nerven, doch sind auch genügend Fälle beschrieben worden, bei denen eine Veränderung im Innenohr fehlte.

Daß die Fixation des Steigbügels beim Adhäsivprozeß stets eine gewisse Heraufsetzung der unteren Hörgrenze bedingt, ist allgemein anerkannt. Über die obere Grenze sind die Meinungen aber außerordentlich geteilt. Die Mehrzahl der heutigen Autoren neigen wohl der Ansicht ZWAARDEMAKERS[6]) zu, der annimmt, daß eine Herabsetzung der oberen Hörgrenze stets eine Mitbeteiligung des Innenohres bedeute. Demgegenüber muß darauf hingewiesen werden, daß einmal die Mehrzahl der älteren Autoren unter Beibringung klinischen Beweismaterials, wie BEZOLD, POLITZER, ROHRER, BRUNNER usw. [siehe RUNGE[7])] die Ansicht vertritt, daß in diesen Fällen die Einschränkung der oberen Hörgrenze eine Folge des Adhäsivprozesses sein kann, weiter besitzen wir aber wenigstens auch einen histologisch untersuchten Fall — das bisher solcherart vorhandene Material ist noch ganz gering — bei dem sich diese Einschränkung der oberen Grenze allein durch die Fixation der Steigbügelplatte einwandfrei nachweisen ließ, da hier das Innenohr sich als vollständig normal erwies und auch keinerlei Hinweise auf eine zentrale Störung vorhanden waren. Es handelt sich um den Patienten, den MARKMANN[8]) beschrieben hat, und dessen Deutung als Adhäsivprozeß durch WITTMAACK[9]) gegeben wurde. Hier fand sich die obere

[1]) WAGNER: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 34, S. 165. 1899.
[2]) GROSSMANN: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 32, S. 28. 1901.
[3]) SCHWENDT: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 49, S. 1. 1900.
[4]) HEGENER: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 44, S. 749. 1910.
[5]) BOENNINGHAUS: Diskussionsbemerkung. Verhandl. d. dtsch. otol Ges. 1908, S. 93.
[6]) ZWAARDEMAKER: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 24, S. 303. 1893.
[7]) RUNGE: Handb. d. pathol. Anat., hrsg. v. Henke u. Lubarsch, Bd. 12, S. 743. 1926.
[8]) MARKMANN: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 56, S. 85. 1908.
[9]) WITTMAACK: Über die normale und pathologische Pneumatisation des Schläfenbeins. Jena 1908.

Hörgrenze mit der Galtonpfeife beiderseits geprüft um etwa 3000 Schwingungen herabgesetzt. Es war also trotz normalen Innenohres und sonstiger geringer Störungen im Mittelohr eine deutliche Herabsetzung der oberen Hörgrenze nur als Folge der Stapesfixation nachweisbar.

Dieselben gegensätzlichen Anschauungen wie beim Adhäsivprozeß über die Bedeutung, die wir einer Einschränkung der oberen Hörgrenze für die Beurteilung des pathologisch-anatomischen Prozesses zuschreiben müssen — dies ist ja immer die Frage, die uns Otologen praktisch vor allem von Belang ist — finden wir bei der Stapesfixation durch Otosklerose. Zum Beweis dafür, daß auch hier durch die Stapesfixation allein eine Herabsetzung der oberen Hörgrenze bewirkt werden kann, verweise ich auf die klinischen Untersuchungen Struykens[1]). In Tabellenform stellte dieser die oberen Grenzwerte für Luft- und Knochenleitung beim Normalen zusammen, und zwar getrennt für die verschiedenen Lebensalter. Ebenso finden wir Tabellen für die Otosklerose (S. 297 und 298). Es ergibt sich daraus, daß, während die Grenzwerte für Knochenleitung mit dem Monochord geprüft, noch normale Werte zeigen, womit die normale Erhaltung der Innenohrfunktion erwiesen ist, gelegentlich die für Luftleitung schon um 6000 bis 7000 Schwingungen herabgesetzt sind, und zwar um so stärker, je hochgradiger die Schwerhörigkeit, je fester also die Stapesfixation ist.

Besonders wichtig erscheint mir aber ferner die auf Grund histologischer und funktioneller Vergleichsuntersuchungen gewonnene Ansicht Brühls[2]), der danach die Ansicht vertritt, daß eine leichte Herabsetzung der oberen Hörgrenze uns keineswegs das Recht gibt, zugleich eine Innenohrstörung anzunehmen.

Wie schon oben für Amboß und Hammer angegeben, sind ebenfalls nach dem Vorschlag Kessels auch Extraktionsversuche am Steigbügel ausgeführt worden. Diese Versuche sind ebenfalls wieder aufgegeben, da die Erfolge zu selten, andererseits die Gefahren für den Patienten zu groß waren. Ausführliche Berichte finden sich bei Blake[3]), Grunert[4]), Panse[5]), der als erster eine solche Extraktion vornahm, und Beyer[6]). Eine Anzahl von Autoren berichten über erhebliche Hörverbesserungen nach der Extraktion. In einem Fall von Müller[7]) fand sich ein Hörvermögen für Flüstersprache von 20 cm, bei Blake 10 m Umgangssprache. Hinsberg[8]) berichtet über einen Fall, bei dem auch die Stapesplatte fehlte, und der dabei noch als untere Grenze A_1 hörte. Allerdings scheint es mir nicht angängig zu sein, daraus den Schluß zu ziehen, daß auch „ohne Schalleitungsapparat" noch eine so weitgehende Hörfähigkeit möglich sei, denn auch die Membran des ovalen Fensters gehört noch zum Schalleitungsapparat, sie ist nach Ansicht etlicher Autoren noch nicht einmal dessen Endglied, sondern wir können nur folgern, daß hier die Membran des ovalen Fensters noch sehr gute Übertragungsfähigkeit zeigt. Sie ist ja insofern begünstigt, als sie einmal der Labyrinthflüssigkeit nur anliegt und nicht, wie die Membran des runden Fensters, durch die Labyrinthflüssigkeit belastet wird, weiter wird von einer Anzahl von Autoren betont, daß die runde Fenstermembran, in einer Nische hinter dem Promontorium befindlich, im Schallschatten liege und deshalb für die Schallübertragung schlechter geeignet sei. Man kann aber überlegen, ob ein solcher Fall nicht als

[1]) Struyken: Zitiert auf S. 438.
[2]) Brühl: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 46, S. 1289. 1912.
[3]) Blake: Ref. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 38, S. 100. 1895.
[4]) Grunert: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 46, S. 294. 1896.
[5]) Panse: Die Schwerhörigkeit durch Starrheit der Paukenfenster. Jena 1897.
[6]) Beyer: Zitiert auf S. 442.
[7]) Müller: Ref. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 46, S. 81. 1899.
[8]) Hinsberg: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 55, S. 305. 1908.

Maßstab dafür dienen kann, inwieweit die Aufnahme der Trommelfellmembran und der Gehörknöchelchenkette der Aufnahme der Schallwellen durch das „zweite Trommelfell" überlegen ist.

Bekannt ist, daß Taubheit durch Fixation der Gehörknöchelchenkette allein nicht entsteht. Im Gegenteil sind Fälle mit histologisch sichergestellter breiter Fixation des Stapes beschrieben, bei denen noch ein recht gutes Hörvermögen vorhanden war. Zu erwähnen ist da ein Fall von Bezold[1]), der rechts noch auf 6 cm Flüstersprache hörte (links 25 cm), trotzdem die auf das Fünffache verdickte rechte Stapesplatte mit ihrem ganzen oberen Rande knöchern mit der Fenestra ovalis verwachsen war.

Übereinstimmend mit Frey[2]) habe ich schon in einer früheren Arbeit[3]) mich dahin ausgesprochen, daß eine einfache Fixation der Gehörknöchelchenkette einschließlich der Stapesplatte ohne Komplikation mit Innenohrschädigungen nie eine stärkere Herabsetzung als auf 30—50 cm Umgangssprache ergeben wird. Das gilt vor allem für die knöchernen Fixationen des Stapes bei Adhäsivprozessen sowie für weitgehende otosklerotische Verknöcherungen. Ohne eine vollständige Einmauerung des Stapes sind diese Werte meines Erachtens noch zu tief angesetzt, hier werden wir etwa mit dem Wert von 1 m Umgangssprache rechnen müssen.

Weber-Liel hatte seinerzeit den Versuch gemacht, durch Tenotomie des Tensor tympani eine Verbesserung der Hörfunktion zu erzielen. Doch wurde ein Einfluß der Hörzunahme nach der Operation des Tensor nicht beobachtet von Kessel, Bertold, Schwartze und Walb, ebensowenig wie nach der entsprechenden Operation am Stapedius durch Urbantschitsch und Habermann [Literatur bei Grunert[4]) und Panse[5])].

Allerdings dürfen wir nicht vergessen, daß es sich hier an pathologischen Ohren nur um ganz grobe Vergleiche handelt und daß wir nicht in der Lage sind, danach die experimentellen Untersuchungen über die Funktion des Tensor tympani nachzuprüfen oder zu ergänzen. Ich verweise in bezug darauf z. B. auf die Versuche Wodas[6]) an lebenden sowie an Präparaten von toten Tauben, dessen Beobachtungen lehrten, daß der Wegfall der Tätigkeit des M. tensor tympani durch Narkose, Durchschneidung bzw. Tod zur Folge hat, daß das Trommelfell mit tieferen Tönen schlechter bzw. gar nicht mitschwingt, also sich so verhält wie ein künstliches Trommelfell bei der Zunahme seiner Spannung.

d) Rundes Fenster.

Auch wichtig für die physiologische Frage nach der Bedeutung des runden Fensters für die Übertragung der Schallwellen erscheinen mir die Ergebnisse einiger pathologischer Fälle. Wir haben gesehen, daß eine Schädigung der Teile in der ovalen Fensternische stets doch eine ausgesprochene Hörstörung verursacht. Demgegenüber ist meines Erachtens der größte Nachdruck auf eine Beobachtung Oppikofers[7]) zu legen, der über 2 Fälle berichtet, bei denen sich eine vollständige Ausfüllung der Schneckennische mit Fett- und Bindegewebe fand, während durch die Hörprüfung normales Gehör festgestellt wurde. Er-

[1]) Bezold: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 26, S. 1. 1895.
[2]) Frey: Die akustische Funktionsprüfung. Handb. d. Neurol. d. Ohres Bd. I. 1924.
[3]) Runge: Zitiert auf S. 443.
[4]) Grunert: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 41, S. 294. 1896.
[5]) Panse: Schwerhörigkeit durch Starrheit der Paukenfenster. Jena 1897.
[6]) Woda: Beiträge zur vergleichenden Physiologie des Gehörorgans. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 202, S. 46. 1924.
[7]) Oppikofer: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 75, S. 50. 1917.

wähnt mag bei der Gelegenheit werden, daß nach Siebenmann[1]) eine isolierte Tamponade des runden Fensters ganz regelmäßig in einem Fall keine Verschlechterung, sondern Verbesserung der Hörweite von 5 cm auf 1 m ergab. Frutiger[2]) hat noch zwei ähnliche Fälle mitgeteilt, Panse[3]) weist aber darauf hin, daß nach seinen Befunden diese Erscheinung durchaus nicht regelmäßig eintritt.

Es sind weiter noch eine ganze Reihe von Verschlüssen der runden Fensternische in der Literatur mitgeteilt, bei denen aber überall eine starke Schwerhörigkeit vorhanden war. Ihnen ist meiner Meinung nach gegenüber den Fällen Oppikofers deshalb kein übermäßiger Wert beizulegen, weil außer der Fettfüllung der runden Nische alle übrigen Verlegungen der Nische stets nur kombiniert mit schweren Störungen am Ohr oder auch zentraler Bahnen einherzugehen pflegen. Hinzuweisen wäre nur noch darauf, daß die Fettfüllung insofern besonders günstig ist, als sie der Ausweichmöglichkeit der Membran des runden Fensters naturgemäß nur wenig Widerstand entgegensetzen wird, es erscheint deshalb verständlich, wenn eine knöcherne Verlegung stärkere Hörstörungen verursachen wird.

Panse[4]) hat aus der Literatur 7 derartige Fälle gesammelt. Er sagt: „Die Hörprüfungen bei isolierter Erkrankung des runden Fensters sind sehr ungenau. Einmal wurde leise Sprache in der Nähe gehört bei gesunden Knöchelchen und verdickter, zum Teil verkalkter Membrana rotunda, einmal laute Sprache bei Verdickung."

e) Verschluß beider Fensternischen.

Siebenmann[1]) ist der Ansicht, daß bei knöchernem Verschluß beider Labyrinthfenster, selbst wenn der Steigbügel normal gebildet aber ankylosiert ist, die Hörfähigkeit auch dann nicht mehr zur korrekten Erlernung der Sprache genügt, wenn das Labyrinth im übrigen normal ist. Viel mehr läßt sich meines Erachtens auf Grund der bisher mitgeteilten Fälle nicht mit einiger Sicherheit sagen. Auch hier liegt wieder die Schwierigkeit darin, daß wir so gut wie nie derartige Fälle zu Gesicht bekommen, bei denen nicht zugleich eine erhebliche Anzahl sonstiger Störungen nachweisbar wäre. Zugleich ist aber auch bei solchen Patienten der Nachweis von noch vorhandenen Hörresten sehr schwierig. Durch Luftleitung hören sie wohl nie mehr, wenigstens ist mir kein solcher Fall bekannt, ihre Wahrnehmungen durch Knochenleitung sind aber insofern schwer kontrollierbar, als wir wohl nie völlig sicher sein können, ob der Patient von Gehörs- oder Gefühlswahrnehmungen berichtet. Nach dem heutigen Stand unserer Anschauungen müssen wir annehmen, daß die Taubheit ihre Ursache in der Unmöglichkeit zum Ausweichen der Labyrinthflüssigkeit hat. Man hat angenommen, daß diese Ausweichmöglichkeit durch die Aquädukte gegeben wäre. Ich glaube aber, wir dürfen doch die große Enge der Aquädukte bei ihrer relativen Länge nicht übersehen. Daß hierdurch bei den feinen Schwankungen, die praktisch dort in Betracht kommen, ein Ausgleich möglich ist, erscheint mir noch sehr unwahrscheinlich. Ich möchte annehmen, daß sie dieser Funktion nur bei relativ starken Schall und Druckeinwirkungen werden Genüge leisten können. Für diese Anschauung spricht ein Fall, den v. Liebermann[5]) vor kurzem veröffentlicht hat. Er nennt ihn „einen Fall operativ behobener vollkommener Taubheit infolge Gehörknöchelchenfixation". Während vor der Entfernung des Hammers

[1]) Siebenmann: Anatomie und Pathogenese der Taubstummheit. Wiesbaden 1904.
[2]) Frutiger: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 36, S. 247. 1900.
[3]) Panse: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 37, S. 51. 1900.
[4]) Panse: Die Schwerhörigkeit durch Starrheit des Paukenfensters, S. 169. Jena 1917.
[5]) v. Liebermann: Klin. Wochenschr. Jg. 1, S. 1104. 1922.

weder Luft- noch Knochenleitung gehört wurde, konnte Verf. nachher eine Hörfähigkeit von 2 m Flüstersprache feststellen. RHESE[1]) weist im Referat meines Erachtens sehr richtig darauf hin, daß hier ein Verschluß beider Fenster vorgelegen haben muß. Durch Freimachung des einen erfolgte die gewaltige Hörverbesserung, die RHESE nach eigenen Fällen bestätigen kann.

B. Knochenleitung[2])

(Gewebeleitung).

Für das feinere Hören kommt beim Menschen unter normalen Umständen praktisch nur die Luftleitung in Betracht mit einer Ausnahme, dem Hören der eigenen Stimme sowie sonstiger Geräusche, die in der Mundhöhle entstehen. Diese werden bei geschlossenem Munde so deutlich gehört, daß ein Hören allein durch Luftleitung wohl nicht in Betracht kommen kann, und, da die Tube meist geschlossen ist, muß hier also eine Übertragung auf dem Wege der Knochenleitung angenommen werden. Größere Bedeutung kommt dem Hören durch Gewebsleitung scheinbar bei Tieren zu, die im Wasser leben. Während das Hören der Fische ja noch eine umstrittene Tatsache darstellt, ist die Möglichkeit dazu wohl sicher beim Walfisch anzunehmen, dem von verschiedenen Autoren [BOENNINGHAUS[3]), BEZOLD[4]), LANGE[5])] genaueste Untersuchungen gewidmet sind. Beim Walfisch ist vor allem die Tatsache interessant, daß das Felsenbein aus allen knöchernen Verbindungen gelöst ist, so daß auf Grund der anatomischen Verhältnisse nur noch eine osteotympanale Zuleitung des Schalles angenommen werden kann. Es spricht aber die Lösung der direkten Knochenverbindung dafür, daß hier die rein ossale Leitung ausgeschaltet ist, um Störungen in der Richtungsorientierung zu vermeiden.

I. Schädelresonanz.

Ehe wir uns der Betrachtung der Leitung des Knochenschalles von den einzelnen Punkten des äußeren und des Mittelohres zuwenden, ist es notwendig, daß wir kurz die Bedingungen betrachten, unter denen die Schädelkapsel schwingt, da vor kurzem SCHÖN und GOLDBERGER[6]) sie in den Mittelpunkt der Erscheinungen der Knochenleitung stellen wollten.

Als ganz allgemein gültig ist experimentell von einer Anzahl Autoren festgestellt: Weichteile leiten den Schall schlechter als Knochen, aber verschieden nach Dicke und Festigkeit. Knochen leitet desto besser, je fester er ist

[1]) RHESE: Referat obiger Arbeit. Zentralbl. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 1, S. 374. 1922.

[2]) Bemerkt sei folgendes: SCHÖN und GOLDBERGER bekämpfen den Namen Knochenleitung, für den von anderen (siehe das Kapitel: MANGOLD, Normale Physiologie des Mittelohres) als Synonym die Bezeichnung Gewebeleitung gebraucht wird, da der Name irreführend sei. Sie ersetzen ihn ihrer Anschauung entsprechend. Solange wir uns noch so vielen Ansichten über die Überleitung des Schalles vom Knochen auf das Innenohr gegenübersehen, scheint mir eine derartige Umbenennung vom Übel, da jeder seiner Anschauung entsprechend eine andere Namensgebung vorschlagen wird. Der Name wird seit 100 Jahren gebraucht und hat das Gute, dem Sprachgebrauch nach so dehnbar zu sein, daß er zur Zeit noch zu jeder Ansicht paßt. Ich sehe mich deshalb bisher zu keiner präziseren Namensgebung veranlaßt.

[3]) BOENNINGHAUS: Das Ohr des Zahnwales und die Schalleitung. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 45, S. 31. 1903.

[4]) BEZOLD: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 48, S. 107. 1904.

[5]) LANGE: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 3, S. 63. 1922.

[6]) SCHÖN u. GOLDBERGER: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 59, S. 19. 1925.

[Mader[1]), Iwanoff[2]), Frey[3])], Knorpel leitet schlechter als Knochen [Tonndorf[4])]. Diese letzte Tatsache wird neuerdings von Kisch[5]) angezweifelt, der uns darüber neue Untersuchungen verspricht.

Für den Schädel hat Frey festgestellt, „daß Schallwellenzüge sich zwischen der Stimmgabel und dem diametral gegenüberliegenden Punkte über die ganze Oberfläche des Schädels verteilen. Wir erhalten also, je näher wir einem dieser beiden Gegenpunkte kommen, um so mehr an lebendiger Kraft". Wir nennen diese Erscheinung, die sich rein physikalisch aus der Durchsetzung der Schädelkapsel mit Longitudinalwellen erklärt, die am Gegenpol die Oberfläche wieder senkrecht treffen und daher hier die stärkere Wirkung ausüben, diagonale Resonanz.

Ergänzt werden diese Beobachtungen nun noch durch besondere Untersuchungen Maders am frisch herausgenommenen Felsenbein. Auch hier wird der Schall in den festen Teilen am besten geleitet. Aus einer Zusammenstellung Maders geht hervor, daß ein Schall, der mittels Schlauch dem Gehörgang zugeleitet wird, am besten in der Gegend des inneren Gehörganges und dessen Umgebung gehört wird, weniger gut an der Innenfläche der Schuppe, am schlechtesten — der Ton klingt in der Hälfte der Zeit aus als an der erstgenannten Stelle — am Warzenfortsatz außen, vor oder hinter dem Gehörgang. Es ergibt sich aus diesen Beobachtungen am Felsenbein, daß wir die diagonale Resonanz der Schädelkapsel nicht überschätzen dürfen, wofür auch spricht, daß selbst größte Defekte der Schädelkapsel nach Fremel[6]) keine Schalleitungsstörungen bedingen. Kompliziert werden diese Verhältnisse nun noch durch den Hinzutritt der Mittelohrapparate, über deren Wirksamkeit wir weiter unten werden sprechen müssen.

Nicht unerwähnt lassen möchte ich endlich noch die jüngsten Arbeiten von Demetriades[7]), der den Einfluß der Vasomotoren auf Schädelresonanz und Kopfknochenleitung untersuchte. Er fand, daß bei einseitiger experimenteller Gefäßerweiterung die Kopfknochenleitung auf der gereizten Seite verbessert werde. Sympathicusreizung hatte umgekehrt eine Verschlechterung der Leitung zur Folge.

II. Knorpelleitung der Ohrmuschel.

Mit der Frage der Knorpelleitung der Ohrmuschel hat sich kürzlich Tonndorf[4]) ausführlich auseinandergesetzt. Ausgehend von der Beobachtung Schaefers[8]), daß eine a_1-Stimmgabel, die auf dem Warzenfortsatz abgeklungen ist, beim Aufsetzen auf irgendeinen Punkt der Muschel wieder gehört wird, nahm man, wie es auch Helmholtz schon getan hatte, eine besonders gute Überleitung der Schallwellen vom Knorpel über den Knochen zentralwärts an. Tonndorf meint dagegen, daß es sich bei dieser Erscheinung um erzwungenes Mitschwingen des Knorpels der Ohrmuschel, der sich noch ziemlich weit in den Gehörgang fortsetzt, handeln muß. Es werde hierdurch der Stimmgabelton besser auf die Luft des Gehörganges übertragen und damit eine verlängerte Hördauer erzielt. Diese Erklärung ist schon deshalb den früheren vorzuziehen, weil es nicht recht verständlich ist, daß hier der Übergang der Schall-

[1]) Mader: Sitzungsber. d. Wiener Akad. Bd. 109, Abt. 3, S. 37.
[2]) Iwanoff: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 31, S. 266.
[3]) Frey: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 33, S. 266.
[4]) Tonndorf: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 10, S. 99. 1924.
[5]) Kisch: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 12, S. 147. 1925.
[6]) Fremel: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 52, S. 187. 1918.
[7]) Demetriades: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 59, S. 1020. 1925.
[8]) Schaefer: Nagels Handb. d. Physiol. Bd. III, S. 549.

wellen vom Knorpel auf Knochen so außerordentlich günstig sein soll, während doch schon durch Johannes Müller[1]) gezeigt war, daß beim Übertritt der Schallwellen von Medien verschiedener Konsistenz stets ein Intensitätsverlust stattfindet, und daß die Schallwellen dabei ähnlichen Gesetzen unterliegen wie die Lichtstrahlen.

Wesentlich scheint mir aber als Ergänzung dieser Erklärung noch folgendes zu sein. Im Knochen des Warzenfortsatzes kann sich die vom Stimmgabelstiel übertragene Schallenergie nach allen Seiten ausbreiten, es wird also nur ein Teil dieser Energie auf die Luft des Gehörganges, die weiterleitenden Teile des Mittelohres oder des Innenohres übertragen. Der Knorpel der Ohrmuschel, der sich, wie gesagt, ringförmig in den Gehörgang hinein noch ziemlich weit fortsetzt, ist dagegen nur locker mit dem Knochen verbunden. Die Leichtigkeit des Schallabflusses wird dadurch behindert. Es wird also der Schall in diesem Knorpelring gleichsam konzentriert erhalten und, da er doch abfließen muß, auf die Weise auch stärker auf die Luft des Gehörganges übertragen, wobei sich dann die Tatsache auswirkt, daß die Luftleitung der Knochenleitung funktionell überlegen ist. Die Beobachtung Schaefers erklärt sich also auch meiner Ansicht nach nicht durch eine besonders gute Schallfortpflanzung im Knorpel, sondern durch die besonderen anatomischen Verhältnisse an dieser Stelle. Wäre die alte Erklärung richtig, so müßte auch, wie Tonndorf wohl mit Recht bemerkt, der Ton einer Stimmgabel besser vom Knorpelgerüst der Nasenspitze als vom Knochen des Nasenrückens aus gehört werden. Das Gegenteil ist, auch meiner Beobachtung nach, was ich Kisch gegenüber betonen möchte, richtig.

III. Gehörgang und Mittelohr.

E. H. Weber[2]) hat im Jahre 1834 darauf hingewiesen, daß, sobald man einen Gehörgang mit dem Finger verschließt, man den Schall der Sprache oder einer auf den Knochen aufgesetzten Stimmgabel viel deutlicher im verschlossenen Ohre hört.

Sehr wichtig ist diese Tatsache für die Otologie geworden, die sich durch klinische Beobachtungen veranlaßt sah, in mehrfacher Beziehung an diese Beobachtung Webers anzuknüpfen. Es konnte nämlich festgestellt werden, daß bei Erkrankungen des Mittelohres entweder eine absolute Verlängerung der Hördauer einer auf den Schädelknochen, vor allem auf den Warzenfortsatz aufgesetzten Stimmgabel eintrat, oder doch eine relative, d. h. die Verkürzung der Knochenleitung war prozentual außerordentlich viel geringer als die der Luftleitung. Diese Beobachtung wurde so konstant gemacht, daß daraufhin eine Reihe von Stimmgabelprüfungen basiert wurden, die wir mit dem Namen ihrer Beschreiber als Weber-Rinne- und Schwabachschen Versuch bezeichnen. Näheres findet sich darüber in dem Kapitel „Hörprüfungen".

Zum Verständnis der folgenden Ausführungen sei nur bemerkt, daß wir beim Rinneschen Versuch das Verhältnis von Luftleitung zu Knochenleitung messen. Wird in ersterer noch gehört, nachdem die Stimmgabel schon auf dem Knochen ausgeklungen war, was also den normalen Verhältnissen entspricht, so schreiben wir Rinne +, bei umgekehrtem Verhältnis Rinne —. Beim Schwabachschen Versuch wird die Dauer des Abklingens einer auf den Knochen hinter dem Ohr aufgesetzten Stimmgabel verglichen mit den Werten, die wir unter normalen Verhältnissen finden. Wir sprechen danach von verkürztem oder verlängertem Schwabach oder, ganz allgemein, von verkürzter oder verlängerter Knochenleitung.

Nach etlichen Erklärungen, die nur historisches Interesse haben, gab Mach für den eben beschriebenen physiologischen Versuch von Weber eine Erklärung,

[1]) Müller, Joh.: Handb. d. Physiol. Bd. II. 1840.
[2]) Weber, E. H.: De pulsu, auditu et tactu. Lipsiae 1834.

die in ihrer allgemeinen Fassung nicht bestritten werden kann, da sie physikalisch klar begründet ist. Nach Mach erklären sich die Werte der Knochenleitung durch das Verhältnis von Zufluß und Abfluß der Wellen, ändern sich dagegen, sobald der Zufluß vom Knochen und anderseits der Abfluß in Luftleitung sich verschieben [Tonndorf[1])].

Mach sagt, „wenn der Schall aus der Luft vermöge des Gehörganges leicht ins Labyrinth dringt, so muß er umgekehrt aus dem Labyrinth durch den Gehörgang leicht ins Freie gelangen können. Erfahren die Kopfknochen und mittelbar auch das Labyrinth eine permanente periodische Erschütterung, so wird sich alsbald an jedem Punkte unseres Knochensystems eine konstante Schwingungsweise etablieren. Die an jedem Punkte vorrätige lebendige Kraft des Schalles wird dann durch die konstante Differenz von Zufluß und Abfluß gemessen und müßte sich sofort ändern, sobald der Zufluß oder Abfluß gestört würde".

Wie leicht ersichtlich, hat Mach aber von mehr als nur vom Abfluß und Zufluß gesprochen. Er nimmt an, daß die Schwingungen der Knochenleitung maximal auf rein ossalem Wege zum Labyrinth gelangen, daß auf diesem Wege also die Erregung des Labyrinths am stärksten oder, wie manche behaupten, allein erfolge, und daß vom Labyrinth aus dann zugleich der Abfluß der Schallwellen stattfinde. Diese Voraussetzung Machs wird aber von einer großen Anzahl von Forschern bestritten, um sie geht eigentlich die Diskussion der letzten 70 Jahre in der Knochenleitungsfrage. Sie zu klären nur mit Beobachtungen der normalen Physiologie, wie Tonndorf verlangt, hat auch nach Mitarbeit der hervorragendsten Vertreter der Physiologie und Otologie nur teilweise zum Ziele geführt, wir müssen gerade hier die Beobachtungen an pathologisch veränderten Gehörorganen im reichsten Maße heranziehen, da uns dadurch die behandelten Probleme in ganz neuem Lichte erscheinen. Die Beobachtungen, die zu diesen Fragen experimentell und an pathologischen Fällen gemacht sind, hier in aller Kürze zusammenzustellen, soll die Aufgabe des nächsten Abschnittes sein. Danach wollen wir dann versuchen, auch hier zu den verschiedenen Fragen kritisch Stellung zu nehmen.

a) Gehörgang.

In meiner schon mehrfach zitierten Arbeit „Über die Lehre von der Knochenleitung"[2]) habe ich die verschiedenen Möglichkeiten einer Einwirkung auf die Hörfähigkeit durch Verschluß des Gehörgangs bei gleichzeitiger Zuführung der Schallwellen durch den Knochen ausführlich geschildert. Es ergibt sich daraus, daß wir auseinanderhalten müssen ob die den Gehörgang verschließenden Massen frei vom Trommelfell bleiben oder dasselbe berühren, und weiter, falls Berührung stattfindet, ob es sich um leitende oder nichtleitende Massen handelt. Als Beispiel für die erste Möglichkeit — der Eindeutigkeit wegen erwähne ich nur die Ergebnisse durch experimentellen Verschluß, die aber denen durch pathologischen Cerumenverschluß und ähnlichem gleichstehen — führe ich den Antiphonverschluß, d. h. den Verschluß mit einem Paraffinwatteküge lchen, an. Unsere c_0-Gabel, die normal bei Luftleitung 120 Sekunden, bei Knochenleitung 60—70 Sekunden gehört wird, wurde danach 100 Sekunden vernommen. Brachte ich zwischen Antiphon und Trommelfell lockere Watte ohne Berührung mit dem Trommelfell, so wurde die Stimmgabel in Knochenleitung nur noch 75 Sekunden gehört. Ein Teil der Schallwellen wurde also in der Watte absorbiert, ein Beweis dafür, daß diese Wellen aus der Richtung

[1]) Tonndorf: Zur Schallabflußtheorie von E. Mach. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 9, S. 548. 1924.

[2]) Runge: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 5, S. 365. 1923.

vom Mittelohr her kommen müssen. Wurde endlich der Gehörgang nur mit Watte gefüllt unter Vermeidung eines Druckes auf das Trommelfell, so konnte keine Veränderung der Knochenleitung mehr beobachtet werden, ein Beweis dafür, daß der Gehörgang selbst ohne Einfluß auf die Übertragung der Schallwellen vom Knochen auf die Teile des Mittelohres bleibt.

Die zweite Möglichkeit, nämlich einmal leitende Substanzen in Kontakt mit dem Trommelfell zu bringen, hat schon Lucae[1]) ausprobiert. Ich selbst habe dazu Wasser verwandt, das ich bei etwas seitlicher Kopfhaltung in den Gehörgang einfließen ließ. Es erwies sich dabei als gleichgültig, ob ich viel oder wenig Wasser nahm. Mit unserer c_0-Gabel bekam ich bei normalem Mittelohr immer Knochenleitungswerte von durchschnittlich 120 Sekunden.

Den umgekehrten Versuch, d. h. Einfließenlassen einer nichtleitenden Substanz (Paraffin) haben schon Nagel und Samojloff[2]) ausgeführt. Sie fanden, daß danach eine hochgradige Verschlechterung der Übertragung auf das Mittelohr stattfand.

Es ergibt sich also weiter: Bei einfachem Verschluß des Gehörganges ohne Berührung des Trommelfells wird die Knochenleitung erheblich verlängert. Bei Verschluß mit Druck auf das Trommelfell durch nichtleitende Substanzen erfolgt eine Verkürzung der Knochenleitung durch Behinderung der Schwingungsfähigkeit des Trommelfells. Bringe ich dagegen gut leitende Substanzen in Kontakt mit dem Trommelfell, so finden wir trotz der gleichen Belastung des Trommelfells wie bei den nichtleitenden Substanzen eine so ausgesprochene Verlängerung der Knochenleitungswerte, daß sie den Werten bei Übertragung durch Luftleitung gleichkommt. Wir ersehen daraus, daß über den Einfluß des einfachen Verschlusses hinaus, bei dem sich die Verstärkung nach dem Machschen Gesetz von Zufluß und Abfluß regelt, eine weitere Steigerung der Werte der Knochenleitung erreicht werden kann, die von der Güte der Übertragung der Schallwellen auf das Mittelohr abhängig ist.

b) Mittelohr.

Für die isolierten Störungen des Trommelfells ist nur die Angabe von Nothers[3]) bemerkenswert, daß bei traumatischen Perforationen der Weber stets zum perforierten Ohre lokalisiert, der Rinne stets für A negativ, für a_1 verkürzt positiv, manchmal auch negativ ist.

Bei Sekretansammlung im Mittelohr ist nach Politzer[4]) der Rinnesche Versuch bei leichteren Fällen verkürzt positiv oder nur für die tieferen Gabeln negativ, bei hochgradigeren Störungen ist er dagegen bis zum a negativ.

Von großem Interesse für die uns hier interessierenden physiologischen Streitfragen sind die Ergebnisse der Hörprüfungen einmal bei Fixation des Hammer- und Amboßkopfes, zweitens die des Stapes bei Adhäsivprozessen und bei Otosklerose.

Anläßlich der Nachprüfung der verschiedenen Anschauungen über die Knochenleitung habe ich in meiner mehrfach erwähnten Arbeit die Fälle unserer mikroskopischen Sammlung durchgemustert, bei denen die Hörprüfung eine besonders stark verlängerte Knochenleitung ergeben hatte. Es zeigte sich, daß bei diesen Fällen durchweg eine Anlagerung des Hammer- oder Amboßkopfes an das Tegmen der Paukenhöhle nachzuweisen war. Abb. 75 gibt dafür ein

[1]) Lucae: Die Schalleitung durch die Kopfknochen. Würzburg 1870.
[2]) Nagel u. Samojloff: Arch. f. Anat. u. Physiol. 1898, S. 505.
[3]) Nothers: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 23, S. 19. 1892.
[4]) Politzer: Lehrbuch 1908, S. 257.

Beispiel. Bei weiterer Auswertung dieser Fälle konnte ich dann zeigen, daß die Knochenleitungswerte aller Wahrscheinlichkeit nach desto höher sind, je fester die Anlagerung des Hammerkopfes an das Dach der Paukenhöhle ist und je freier andererseits der Steigbügel in seiner Schwingungsfähigkeit erhalten ist.

Hinzuweisen ist hier auf die Ergebnisse der Hörprüfungen bei akuten Mittelohrentzündungen. Ostmann[1]) fand, daß die Verlängerungen der Knochenleitung dabei im Anfang nur ganz gering sind oder gar fehlen. Wenn aber die Höhe der Erkrankung überschritten ist und die Hörfähigkeit für Luftleitung steigt, dann sinkt nicht etwa die Hörfähigkeit für Knochenleitung gleichzeitig, sondern dieselbe steigt zunächst ebenso, und zwar selbst erheblich an. Erst in einer relativ späten Phase des Ablaufes sehen wir plötzlich ein starkes Absinken der Hörfähigkeit für Knochenleitung bei schnellem Steigen derjenigen für Luftleitung. Bezold[2]) und Scheibe[3]) konnten diese Beobachtungen bestätigen. Diese Erscheinung läßt sich, was ich hier vorwegnehmen möchte, nach meinen früheren Untersuchungen, wie ich glaube, nur so erklären, daß im Zustande starker Entzündung die dicken Schleimhautpolster die Übertragung der Schallwellen vom Knochen auf die Kette der Gehörknöchelchen verhindern. Geht die Entzündung zurück, so wird durch die entstandenen Verklebungen die Gehörknöchelchenkette mit nach oben gezogen. Die zwischenliegenden Schleimhautpolster schwellen dabei allmählich ab, werden dünner, die Übertragung der Knochenleitung wird also besser, zugleich aber auch die Luftleitung, da durch die die Gehörknöchelchen fixiert sind, nachläßt. Tritt eine vollständige Ausheilung des entzündlichen Prozesses ein, so schrumpft die Schleimhaut weiter und eines Tages, sobald die normale Durchgängigkeit der bis dahin verschwollenen Tube für Luft wiederhergestellt ist, evtl. nach künstlichem Lufteinblasen in die Paukenhöhle, werden die Verklebungen zwischen der Gehörknöchelchenkette und den sie begrenzenden Wandungen gesprengt, die Knochenleitungsübertragung auf diesem Wege hört auf, die Folge ist die letzte plötzliche Veränderung von Knochenleitung und Luftleitung, von der Ostmann berichtet hat.

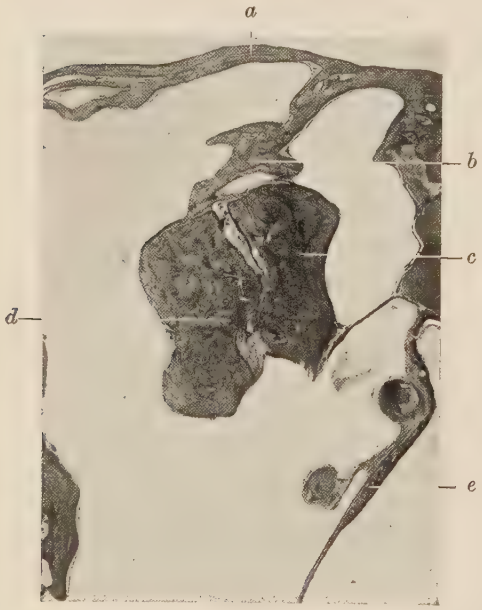


Abb. 75. Anlegung des Hammer- oder Amboßkopfes an das Tegmen der Paukenhöhle. *a* Dach der Paukenhöhle, *b* normaler Knochenvorsprung, *c* Hammer, *d* Amboß, beide dem Knochenvorsprung angelagert, *e* Trommelfell.

Erfolgt dagegen Übergang in chronische Otitis media, so bleiben häufig die Anlagerungen bestehen, was wir immer wieder an unseren Präparaten beobachten können, die Knochenleitung bleibt verlängert, die Luftleitung verkürzt.

[1]) Ostmann: Verhandl. d. dtsch. otol. Ges. 1902, S. 96.
[2]) Bezold: Diskussionsbemerkung. Verhandl. d. dtsch. otol. Ges. 1902, S. 102.
[3]) Scheibe: Diskussionsbemerkung. Verhandl. d. dtsch. otol. Ges. 1902, S. 102.

Finden wir so beim Adhäsivprozeß gelegentlich starke Verlängerungen der Knochenleitung, so sind sie dagegen stets nur gering bei der Stapesfixation. Bei dem auf S. 443 wiedergegebenen Fall von Adhäsivprozeß von Markmann mit fast isolierter Stapesfixation ist die Verlängerung der Knochenleitung gering, und in keinem Falle von einwandfreier Otosklerose mit sonst normalem Mittelohr habe ich auch bei normalem Innenohr je eine starke Verlängerung der Knochenleitung gefunden. Im Gegenteil würde ich, wenn sich bei der Hörprüfung eine starke Verlängerung der Knochenleitung findet, nach unseren bisherigen Erfahrungen stets die Diagnose einer isolierten Stapesfixation ablehnen. Wichtig ist aber, daß die Knochenleitungswerte auch bei starker Fixation durchweg absolut höher sind als die Luftleitungswerte.

Als Besonderheit für die Stapesfixation muß hier ferner noch bemerkt werden, daß bei ihr jede Verlängerung der Knochenleitungswerte bei Wasserfüllung fehlt, die, wie auf S. 451 ausgeführt, bei normaler Schalleitungskette sich verdoppeln.

Genau die gleichen Werte für die Knochenleitung wie bei der Otosklerose erhalten wir nach der sog. Radikaloperation, bei der Trommelfell, Hammer und Amboß entfernt werden. Wie schon ausgeführt, findet dabei sekundär fast durchweg eine Fixation des Steigbügels statt. Auch das bei der Otosklerose erwähnte Fehlen stärkerer Verlängerung der Knochenleitungswerte bei Wasserfüllung finden wir bei der Radikaloperation wieder.

Ergänzt werden diese Ergebnisse bei krankhaften Veränderungen der Schalleitungskette durch experimentelle Untersuchungen. Mach hat seinerzeit schon folgenden Versuch beschrieben. Er führte von einer Handluftpumpe aus eine mit einem Quecksilbermanometer versehene, in zwei Zweige geteilte Gummiröhre luftdicht in beide Gehörgänge ein und steigerte den Druck allmählich auf 2 Zoll Quecksilber. Dabei beobachtete er, daß der Ton verschieden hoher, zwischen die Zähne genommener Stimmgabeln schwächer wurde und allmählich ganz erlosch. Dies entspricht der Beobachtung Colladons[1]), daß in der Taucherglocke fremde wie eigene Sprache schlechter gehört wird, trotzdem verdichtete Luft besser die Schallwellen leitet.

Ein ähnlicher wie dieser Machsche, der sog. Gellesche Versuch ist häufig für Hörprüfungen verwandt worden mit dem Ergebnis, daß dabei normal eine Verkürzung der Knochenleitung auftritt. Beim Gelleschen Versuch wird die Luft im Gehörgang künstlich komprimiert und dadurch letzten Endes die Steigbügelplatte in der Nische zum runden Fenster fixiert. Bei der pathologischen Stapesfixation, z. B. bei Otosklerose, tritt nun bei diesem Versuch keine weitere Verkürzung ein, da eine Fixation ja schon vorhanden ist.

Zusammenfassend hierfür können wir also feststellen, daß bei fixierter Stapesplatte alle Versuche, die bestehende Hörfähigkeit durch Knochenleitung entweder mit der Wasserfüllung zu verbessern oder durch Druck zu verschlechtern, negativ ausfallen.

Als Ergebnis dieses ganzen Abschnittes können wir zusammenfassen: Wir finden bei Erkrankungen des Mittelohres manchmal besonders starke Verlängerung der Knochenleitung. Nach den anatomischen Befunden müssen wir annehmen, daß diese Verlängerung bedingt ist durch Anlagerung der Gehörknöchelchen an die Wandungen der Paukenhöhle. Dabei tritt verbesserte Überleitung auf die Gehörknöchelchenkette ein, die uns das Resultat erklären kann. Dieselbe Erklärung glaubten wir für die Erscheinungen bei der akuten Otitis annehmen zu müssen. Diese starken Verlängerungen finden sich aber nur bei Anlage-

[1]) Colladon: zitiert nach Joh. Müller: Handb. d. Physiol. Bd. II, S. 437. 1840.

rungen des Hammer und Amboß, nicht dagegen bei denen des Steigbügels, so daß wir daraus schließen dürfen, daß auch für eine besonders gute Übertragung der Knochenleitung eine freie Bewegungsfähigkeit des Steigbügels Vorbedingung ist. Umgekehrt zeigt uns das Resultat der Wasserfüllung bei Otosklerose und bei der Radikaloperation, also bei fixiertem Stapes, keine Verlängerung der Knochenleitung über die normalen Werte hinaus. Auch hieraus dürfen wir den Schluß ziehen, daß für die Schallübertragung vom Knochen aus der Gehörknöchelchenkette und speziell dem Steigbügel ein bedeutender Einfluß zuzusprechen ist.

C. Folgerungen für die Anschauungen über das Hören.

I. In Luftleitung.

Wenn im Augenblick unter den Otologen eine Diskussion über die Leitungswege des Schalles in Luft und Knochenleitung veranstaltet würde, so halte ich es für sicher, daß auch jetzt noch für jede vorhandene Möglichkeit sich Verteidiger finden würden. Bei der Luftleitung handelt es sich dabei um die Streitfrage, ist die Gehörknöchelchenkette zur Schallwellenübertragung da oder zur Druckregulierung. Wieweit besteht eine Möglichkeit zum Hören durch die runde Fenstermembran. Wieweit erfolgt auch normal ein Hören durch die Knochenleitung.

Bei der Knochenleitung beruhen die Streitpunkte auf der Frage nach der rein ossalen oder der osteotympanalen Übertragung, und völlig sich widersprechend würden die Anschauungen in der Frage der Verstärkung der Knochenleitung sein. Zu einem großen Teil dieser Fragen kann die pathologische Physiologie Stellung nehmen.

All diese verschiedenen Anschauungen hier ausführlich wiederzugeben, müßte über den möglichen Rahmen dieser Arbeit hinausführen, ich will deshalb hier nur eine Anschauung vertreten unter möglichster Anführung der Haupteinwände seitens der anderen Theorien. Ausführlich habe ich diese verschiedenen Theorien in meiner Arbeit über die Knochenleitung[1]) dargestellt und werde deshalb auch im folgenden öfter auf sie verweisen müssen. Ferner verweise ich auf das Referat von Quix[2]) über das gleiche Thema.

1840 sagt Joh. Müller in seinem Handbuch der Physiologie: „Der Disput in den physiologischen Schriften, auf welchem dieser Wege die Leitung geschehe, hat gar keinen physikalischen Sinn. Die Luft leitet, Gehörknöchelchen leiten, Membranen leiten, jedes tut also, was es nicht lassen kann. Eine doppelte gleichzeitige Leitung verschiedener Art muß natürlich den Eindruck verstärken."

Dieser Satz ist mir schon bei früheren Arbeiten Leitgedanke gewesen, und aufdrängen muß er sich bei der Betrachtung des Schemas über die Gewebeleitung, die Mangold im physiologischen Abschnitt dieses Bandes zusammengestellt hat. Aufdrängen muß er sich aber auch bei kritischer Durchsicht der Tatsachen über die relativ gute Hörfähigkeit z. B. bei Gehörgangsverschluß (S. 438). Wir können dort nur annehmen, daß die Schallwellen vom Schädelknochen und eventuell dem rudimentären Ohrtrichter aufgenommen und durch Gewebeleitung weitergeleitet sind. Wenn das hier erfolgt und sogar noch ausreicht zu einer Verständigung, dann müssen wir auch annehmen, daß das Trommelfell einen Teil seiner Schwingungen über den Annulus tympanicus auf dem Knochen-

[1]) Runge: Zitiert auf S. 436.
[2]) Quix: Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 4, S. 37. 1906.

weg weiterschicken wird, und daß Schallwellen, die nach der Radikaloperation das Promontorium direkt treffen, dieses in Schwingungen versetzen werden. Bemerkenswert ist dann aber wieder, daß bei knöchernem Verschluß der Fenstermembranen ein Hören scheinbar nicht mehr möglich ist, und daß der Aquädukt bei den dann noch auf das Innenohr übertragenen geringen Schallintensitäten einen Ausgleich nicht schaffen kann, mindestens keinen genügenden, denn dort, wo überhaupt noch von Hörfähigkeit berichtet wird, handelt es sich durchweg nur noch um geringste Reste (s. S. 446).

Wenn also nur ein Fenster offen ist, müssen wir als logische Folgerung annehmen, daß dieses als Ausweichmembran dienen muß, daß also bei Stapesfixation die zugeleiteten Wellen auch durch den Knochen auf das Innenohr übertragen werden. Daß diese Übertragung dann nicht etwa über die runde Fenstermembran geht, dafür spricht schon, daß bei direkter Zuleitung des Schalles über den Knochen, also in Knochenleitung, auch absolut länger gehört wird als in Luftleitung (s. S. 449), und weiter, daß nach Frey[1]) bei der Otosklerose nach künstlicher Perforation des Trommelfells keine Verbesserung der Schalleitung erfolgt. Es bleibt also nur die Möglichkeit einer ossalen Zuleitung der Schallwellen unter diesen Umständen bestehen, und zwar sowohl für Knochenleitung wie für Luftleitung entgegen der Ansicht Bezolds, der die ossale Leitung hauptsächlich deswegen ablehnte, weil er eine Erregung der Innenohrteile nur durch Transversalwellen für möglich hielt.

Die Ansicht Bezolds, daß für die Erregung der Innenohrteile nur Transversalwellen in Betracht kommen können, muß zu einigen kurzen Ausführungen hier den Anlaß geben. In Luft, Wasser, Knochen können die Schallwellen sich nur als Longitudinalwellen ausbreiten. Schwingt die Stapesplatte also transversal, so muß trotzdem die Basilarmembran wieder durch Longitudinalwellen des Labyrinthwassers in Bewegung gesetzt werden. Es ist zu beachten, daß der Übergang von transversalen zu longitudinalen Schwingungen und auch umgekehrt sehr häufig ist. Schlage ich eine Klaviersaite an, so schwingt sie transversal, die entstehenden Luftschwingungen sind longitudinale Wellen und die resonierenden Schwingungen der gleichgestimmten Saite eines anderen Klaviers erfolgen wieder transversal. Wir wissen, daß vom Stiel einer Stimmgabel longitudinale, von ihren Zinken transversale Schwingungen übertragen werden. Ich habe auch früher schon auf ein anderes bekanntes physikalisches Experiment hingewiesen. Ein Metallstab wird in der Weise zum Schwingen gebracht, daß man ihn an dem einen Ende festhält und ihn nun mit beharzten Fingern der Länge nach streicht. Dabei schwingen seine einzelnen Querschichten in der Richtung der Länge des Stabes und rufen abwechselnd Verdichtung und Verdünnung hervor. Bringt man mit dem einen Ende ein pendelnd aufgehängtes Elfenbeinkügelchen in Berührung, so wird dieses von dem Ende des Stabes fortgeschleudert. Wähle ich statt des Elfenbeinkügelchens eine beweglich aufgehängte dünne Platte, die mit der Fläche dem Stab anliegt, so wird sie transversale Schwingungen ausführen.

Wir sehen also immer wieder, daß ein Übergang der einen in die andere Wellenform stattfinden kann und unter den speziellen Verhältnissen des Ohres auch nach den jeweiligen Verhältnissen stattfinden muß. Es kann also z. B. sowohl bei Übertragung von longitudinalen wie transversalen Wellen über die Gehörknöchelchenkette die Stapesplatte transversal schwingen, ja es ist sehr wohl denkbar, daß bei fixierter Stapesplatte das ganze Promontorium in Transversalschwingungen gerät und damit der Forderung Bezolds Genüge geleistet wird. Dafür könnte sprechen, daß Mader[2]) in seinen Versuchen mit dem Mikrophon am Promontorium ziemlich starke Schallübertragung nachweisen konnte. Allerdings waren seine Versuche mit so groben Mitteln ausgeführt, daß sie gelegentlich der Nachprüfung mit einem feineren Instrumentarium bedürfen.

Wir müssen danach die Möglichkeit einer Übertragung der Schallwellen auf ossalem Wege für gegeben erachten, ob die Erregung des Innenohrs dabei nach Bezold[3]) durch Transversalwellen erfolgt oder entsprechend der Ansicht

[1]) Frey: Zitiert auf S. 440.
[2]) Mader: Zitiert auf S. 448.
[3]) Bezold: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 48, S. 147. 1904.

Lucaes[1]) durch Longitudinalwellen, ist eine Frage, die wir hier nicht zu diskutieren haben, die aber bei dem augenblicklichen Stand unseres Wissens auch wohl kaum zu entscheiden ist. Im übrigen glaube ich, daß heutigestags nur noch sehr wenige Stimmen sich gegen die Möglichkeit der kraniellen Überleitung von Schallwellen auf die Schnecke wenden würden.

Was sagen die Ergebnisse der pathologischen Verhältnisse uns nun für die Frage der tympanalen Leitung über die Gehörknöchelchenkette? Diese wird von etlichen Autoren, wie Zimmermann[2]) und Beyer[3]), völlig geleugnet[4]). Beyer vor allem bemüht sich zu zeigen, daß bei Fortfall der Schalleitungskette die Störungen in Luftleitung sehr gering sein können. Ich habe das entsprechende Material auf S. 442 ff. zusammengestellt. Es ergab sich dabei aber, daß Störungen der Hörfähigkeit eben doch überall nachweisbar sind, sicher an der unteren Grenze, mit großer Wahrscheinlichkeit auch an der oberen Grenze, für die unsere Untersuchungsmittel noch zu grob sind [Boenninghaus[5])]. Wenn dabei für die obere Grenze vor allem auf die Fälle bei Radikaloperationen oder mit Entfernung einzelner Hörknöchelchen hingewiesen wird, so muß doch immer bedacht werden, daß dort der Steigbügel noch erhalten ist. Frank[6]) hat berechnet, daß beim Menschen der Trommelfell-Hammer-Amboßteil des schalleitenden Apparates die Amplituden der Schwingungen hoher Töne ziemlich stark herabsetzt. Die Sachlage ist also nach Feststellung dieser neuen, für unser Urteil in diesen Fragen außerordentlich wichtigen Tatsache dann die, daß bei der Radikaloperation durch die meist zugleich auftretende Fixation des Stapes eine Herabsetzung der oberen Hörgrenze auftreten wird, andererseits durch die Entfernung der die hohen Töne dämpfenden Teile Trommelfell, Hammer und Amboß wieder eine Heraufrückung der oberen Grenze erfolgen muß, durch die dann die Wirkung der Stapesfixation ganz oder teilweise wieder aufgehoben wird.

Wir müssen meiner Meinung nach in unseren Folgerungen noch weitergehen. Handelt es sich um Fälle, bei denen der Stapes noch völlig frei schwingt, und solche werden sicher gelegentlich anzutreffen sein, so dürfen wir vielleicht kurz nach der Operation durch die Hammer und Amboß entfernt werden, ehe reaktive Erscheinungen aufgetreten sind, sogar noch eine Heraufsetzung der oberen Hörgrenze über das Normale erwarten, vorausgesetzt allerdings, daß das Innenohr noch auf solche reagiert! Sollte es gelingen, derartige Fälle nachzuweisen, so würden sie meines Erachtens ein absolut sicheres Beweismittel für die geltende Theorie des Mittelohrmechanismus bilden. In der Literatur habe ich bisher nur eine derartige Mitteilung gefunden, die von Burkhardt-Merian stammt und die ich schon oben (S. 439) erwähnt habe. Beweiskraft möchte ich ihr in ihrer Isoliertheit bisher aber nicht zubilligen.

Ein Beweis für die Wichtigkeit der Gehörknöchelchenkette bei der Luftleitung scheint mir nun aber weiter auch darin zu liegen, daß wir die Notwendigkeit der Gehörknöchelchenkette für die Übertragung mindestens der tieferen Töne auch in Knochenleitung nachweisen können, wofür ich noch vor kurzem die Beweise zusammengestellt habe[7]).

[1]) Lucae: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 79, S. 259. 1909.

[2]) Zimmermann: Die Mechanik des Hörens und ihre Störungen. Wiesbaden 1900.

[3]) Beyer: Passow-Schaefers Beitr. Bd. 6, S. 92. 1913.

[4]) Die Arbeit von Specht[8]) erschien erst während der Korrektur dieser Arbeit, es soll in diesem Zusammenhange aber wenigstens noch auf sie hingewiesen werden.

[5]) Boenninghaus: Zitiert auf S. 443.

[6]) Frank: Sitzungsber. d. mathem.-phys. Kl. d. Bayer. Akad. d. Wiss. zu München Jg. 1923, S. 76.

[7]) Runge: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 12, S. 572. 1925.

[8]) Specht: Zur Physiologie des Hörens. Eine neue Ansicht von der Schallübertragung im Mittelohr usw. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 114, S. 1. 1925.

II. Knochenleitung.

Wir haben schon auf S. 450 die Theorie von Mach kennengelernt, nach der für den Grad der Labyrintherregung die Gesamtsumme an Energie entscheidend ist, die im gegebenen Augenblick auf das Labyrinth wirkt und die sich reguliert durch das Verhältnis von Zufluß und Abfluß. Zum Studium der Frage nach der Wichtigkeit der einzelnen Teile des Mittelohres ist danach die Feststellung von Bedeutung, unter welchen Bedingungen wir die stärkste Erregung des Labyrinths bei Zuleitung des Schalles vom Knochen aus erreichen, d. h. unter welchen Bedingungen wir die stärkste Verlängerung der Knochenleitung erhalten können.

Es ergeben sich da zwei Möglichkeiten. Findet die Übertragung von Schallwellen vor allem auf dem Weg über den Knochen der Labyrinthkapsel auf das Innenohr statt, so müßten wir die stärkste Erregung dort dann finden, wenn die Zufuhr in dieser Weise optimal, der Abfluß dagegen möglichst schlecht wäre. Diese hochgradige Behinderung des Abflusses entsteht nun unter den Verhältnissen, die ich auf S. 450 geschildert habe, experimentell durch Erhöhung des Luftdruckes im Gehörgang mit daraus resultierender Fixation der Stapesplatte oder durch pathologische Fixation bei Otosklerose und Adhäsivprozeß. Das Ergebnis dieser Untersuchungen ist aber unter all diesen Bedingungen, wie wir gesehen haben, stets das, daß eher eine Verkürzung als eine Verlängerung der Knochenleitung eintritt. Trotzdem wir also nach den Ausführungen auf S. 455 gesehen haben, daß es eine rein ossale Überleitung der Schallwellen auf das Innenohr geben muß, kommen wir nach diesen Versuchen doch zu dem Schluß, daß dieser Leitung der entscheidende Einfluß nicht zugesprochen werden kann.

Die zweite Möglichkeit ist die, daß die Schallwellen ihren Weg auch bei Knochenleitung, entsprechend der Ansicht von Bezold, mindestens für die tieferen Töne über die Gehörknöchelchenkette nehmen. Um diese Annahme zu bestätigen, können wir den Zufluß der Schallwellen zum Trommelfell verbessern und den Abfluß herabsetzen. Das ist geschehen in den Versuchen, die auf S. 450 dieses Kapitels zusammengestellt sind. Es ergab sich dabei, daß, wenn wir den Gehörgang verschließen und damit den Abfluß der Wellen von dem Mittelohr verhindern, wir eine starke Verlängerung des vom Schädelknochen aus zugeführten Schalles erhalten. Wenn wir dazu die Überleitung der Schallwellen vom Knochen auf das Trommelfell verbessern, indem wir Wasser in den Gehörgang einfüllen, so erhalten wir so weitgehende Verbesserungen der Hördauer bei der Knochenleitung, daß sie doppelt solange als normal der durch Luftleitung gleichkommt, ja, diese sogar in manchen Fällen noch übertrifft, was wohl das Optimum des Erreichbaren darstellt. Das beweist aber, nach den oben gegebenen Voraussetzungen, daß die Schallübertragung auch bei Knochenleitung ihren Weg über das Mittelohr nimmt. Weiter haben wir noch die Möglichkeit, die gleichen Versuche an solchen Patienten anzustellen, bei denen die Steigbügelplatte fixiert ist. Verbessern wir hier die Schallzufuhr wieder durch Wasserfüllung des Gehörgangs, so bleibt die Verlängerung der Knochenleitung, die bei normaler Gehörknöchelchenkette so bedeutend war, vollständig aus. Versuchen wir andererseits in diesen Fällen, durch Druck auf die Stapesplatte, wie es den normalen Verhältnissen entspricht, eine Herabsetzung der Knochenleitung zu erreichen, so erweist sich auch das als unmöglich (s. S. 453). Daraus folgt aber ganz klar, daß, da bei Fixation der Stapesplatte die Einwirkungen, die sonst zur Verlängerung der Knochenleitung führen, hier wirkungslos sind, der Stapesplatte auch ein überwiegender Wert für die Übertragung dieser Schallwellen wird zugebilligt werden müssen.

Wir kommen damit zu dem Ergebnis, daß nach den Schlüssen, die uns die pathologischen sowie die experimentell hergestellten Verhältnisse am Mittelohr erlauben, die Knochenleitungswellen ihren Weg direkt vom Knochen zur Schnecke nehmen können und dort eine Erregung verursachen. Andererseits haben wir gesehen, daß die vom Knochen zugeleiteten Wellen auch ihren Weg über Trommelfell und Gehörknöchelchenkette nehmen können und nach den auf diesem Wege möglichen Beeinflussungen der Hörfähigkeit muß dieser Weg der physiologisch wirksamere sein. Auf Grund von Vergleichen bei einer größeren Anzahl von Patienten mit Otosklerose ist es mir in der früheren Arbeit über die Knochenleitung[1]) gelungen, zahlenmäßig annähernd die Wertigkeit dieser beiden Übertragungswege festzustellen. Ich kam damals zu dem Schluß, daß die Wirksamkeit der rein kraniellen Zuleitung etwa 40% der kraniotympanalen Leitung beträgt, wenn wir für unsere Untersuchungen eine Gabel von der Tonhöhe c_0 wählen. Bei Gabeln höherer Schwingungszahl verschiebt sich die angegebene Prozentzahl in der Weise, daß der rein kranielle Anteil der Zuleitung allmählich mit ansteigender Höhe immer mehr zunimmt. Auf die Einzelheiten dazu kann ich hier nicht eingehen.

Dasselbe Wertverhältnis zwischen kranieller und kraniotympanaler Überleitung habe ich[2]) vor kurzem auch an Fällen einseitiger Taubheit errechnen können. Bemerkenswert ist die Übereinstimmung der Resultate. Eingewandt ist gegen die Theorie der kraniotympanalen Übertragung bei Knochenleitung durch Tonndorf[3]), daß die Übertragung im Knochen durch Verdichtungs- und Verdünnungswellen erfolge, daß die Gehörknöchelchen aber nach Helmholtz massal schwängen. Ich habe schon auf S. 455 an dem geriebenen Metallstab ein Beispiel angeführt für den Übergang einer Schwingungsform in die andere. Vor allem möchte ich zu dieser Frage noch auf die Arbeit des Physikers F. H. Schulze[4]) hinweisen, der betont, daß wir sowohl bei Transversal-Longitudinal — und den vom ihm nachgewiesenen Torsionsschwingungen mit massalen Schwingungen rechnen können, daß es also für den Mittelohrapparat gleichgültig ist, mit welchen Schwingungsformen wir rechnen. Dieselben Ausführungen hatte übrigens vor Jahrzehnten schon Politzer[5]) gemacht. Daß wir für das Innenohr darüber nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse nichts Sicheres aussagen können, habe ich ebenfalls schon betont.

Wichtig ist es mir aber, auf ein anderes Bedenken gegen die herrschende Theorie, d. h. soweit ich sehen kann, einer von der Mehrzahl der heutigen Autoren anerkannten und auch von mir hier vertretenen Theorie hinzuweisen, zu dem uns die pathologischen Beobachtungen Anlaß geben und das wohl die Hauptveranlassung war, daß eine größere Anzahl von Autoren wie Beyer, Zimmermann, Dennert u. a., immer wieder gegen diese Theorie Sturm liefen [Literatur siehe Beyer[6])].

Ich erwähnte schon auf S. 451 meine Untersuchungen über die Anlagerung des Hammerkopfes an das Dach der Paukenhöhle. Der Hammer ist unter solchen Verhältnissen einmal an dieser Stelle fest fixiert, zweitens normal am Hals, und in den Fällen mit Anlagerung des Kopfes sind diese fixierenden Bänder außerordentlich scharf angespannt. Trotzdem findet eine Übertragung der Luft- und der Knochenleitungswellen über ihn statt, der letzteren sogar, wie wir mehrfach

[1]) Runge: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 5, S. 373. 1923.
[2]) Runge: Zitiert auf S. 456.
[3]) Tonndorf: Diskussionsbemerkung. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 12, S. 585. 1925.
[4]) Schulze, F. H.: Passow-Schaefers Beitr. Bd. 4, S. 161.
[5]) Politzer: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 1, S. 320.
[6]) Beyer: Zitiert auf S. 439.

erwähnten, in einem die Norm erheblich übersteigenden Maße. Wie sollen wir das mit der allgemein angenommenen Theorie der Hebelwirkung durch die Gehörknöchelchenkette nach Helmholtz vereinigen?

Nach Buck[1]), der auf Veranlassung von Helmholtz mikroskopisch die Lichtfiguren beobachtete, die entstehen, wenn er am Präparat sich das Mittelohr freilegte, die Knöchelchen mit Amylum bestreute und nun dem Trommelfell durch den äußeren Gehörgang den Ton einer Orgelpfeife zuführte, schwingen die Knöchelchen um einen festen Punkt, der sich nach der Lage und Stellung des Trommelfells etwas ändern kann, der aber immer in der Nähe des Processus brevis liegt. Die beiden Abbildungen (76 und 77), die das illustrieren sollen, stammen von Buck. Die Abbildung 78 ebenfalls nach Buck, illustriert die Richtung, in der sich die einzelnen Teile der Gehörknöchelchenkette dabei bewegen sollen.

Wie ich ebenfalls schon in meiner Arbeit „Über die Lehre von der Knochenleitung" S. 297 ausgeführt habe, scheint mir eine solche Hebelwirkung der Gehörknöchelchen unter den oben angegebenen Bedingungen völlig unmöglich zu

Abb. 76.

Abb. 77.

Abb. 78.

Abb. 79.

Abb. 76 u. 77. Drehpunkte des Hammer-Amboßsystems bei *A* nach Buck-Helmholtz.
Abb. 78. Bewegungsrichtung der Teile des Hammer-Amboßsystems nach Buck-Helmholtz.
Abb. 79. Bewegungsrichtung der Teile des Hammer-Amboßsystems bei „ossikulärer Übertragung" nach Runge.

sein. Allerdings auch unter normalen, worüber ich am angegebenen Orte mich ebenfalls ausführlich ausgesprochen habe. Bucks Versuche mit den Orgelpfeifen geben keine normalen Verhältnisse wieder. Ich sah mich deshalb veranlaßt, vor allem auf Grund unserer Befunde mit pathologischen Verhältnissen diese „Hebeltheorie" abzulehnen. Wir müssen vielmehr annehmen, daß, da wir mit massalen Schwingungen rechnen müssen, nur eine Parallelverschiebung aller Teile der Gehörknöchelchenkette erfolgen kann, wie es uns Abb. 79 zeigt. Ist die Kette pathologisch fixiert, so treten über diese Verwachsungen die Schallwellen zugleich auf den umgebenden Knochen über, und hier erfolgen dadurch zugleich die entsprechenden Schwingungen, so daß eine Verschiebung der Gehörknöchelchen gegen ihre Umgebung überhaupt nicht erfolgt. Ich habe dies im Gegensatz zur Theorie der Hebelübertragung die „ossiculäre Übertragung" genannt.

Wir müssen nun noch einmal anknüpfen an die Beobachtung, daß bei Knochenleitung die kraniotympanale Leitung die kranielle an Wirksamkeit übertrifft, daß hier also der Gehörknöchelchenkette die größte Bedeutung für die Schallübertragung zukommt. Diese Feststellung erscheint mir einmal wichtig für die Beurteilung des Wertes der Gehörknöchelchenkette bei Zuführung des Schalles durch Luftleitung, wir dürfen sie, wie ich schon betonte, meiner Meinung nach auch als Beweis gegenüber Beyer u. a. verwerten, die der Gehörknöchelchenkette dort nur eine druck- und spannungsregulierende Wirkung zubilligen wollten.

Weiter ist diese Feststellung wichtig für die Beurteilung der Machschen

[1]) Buck: Untersuchungen über den Mechanismus der Gehörknöchelchen. Archiv f. Augen- u. Ohrenheilk. Bd. I. 2. S. 121. 1870.

Schallabflußtheorie, die ich auf S. 450 schon ausführlich zitiert habe. Soweit sie nur von dem Einfluß, den Zufluß und Abfluß der Schallwellen auf die Verstärkung der Knochenleitung ausüben, spricht, gebe ich Tonndorf in seiner Bewertung dieser Theorie für die Erklärung des normalen Weberschen Versuches vollständig recht. Ich wies aber schon auf S. 450 darauf hin, daß Mach weitergehend annimmt, daß die Schwingungen der Knochenleitung maximal auf rein ossalem Wege zum Labyrinth gelangen und von hier aus zurückfließen, und Tonndorf[1]) folgt ihm darin. Daß dies nicht richtig sein kann, glaube ich auf Grund der vorhergehenden Ausführungen annehmen zu dürfen.

Voraussetzung ist diese Feststellung nun aber für die Erklärung des pathologischen Weberschen Versuches, das heißt für die Tatsache, daß bei fast allen Mittelohraffektionen der vom Knochen zugeleitete Schall stärker und länger im erkrankten Ohr gehört wird als im gesunden. Daß hier auch die, wenn ich sie so nennen darf, reduzierte Lehre Machs gilt, ergibt sich aus der auf S. 450 schon ausführlich erörterten Tatsache, daß bei allen Arten von Gehörgangsverschluß eine Verlängerung der Knochenleitung zu finden ist. Nun haben wir weiter aber gesehen, daß diese Verlängerung noch zunimmt, wenn ich Wasser in den Gehörgang einfülle, und ich habe in meiner Knochenleitungsarbeit S. 365ff. ausführlich darauf hingewiesen, daß die Wirkung der Wasserfüllung sich meiner Meinung nach nur erklären läßt durch die bessere Überleitung der Schallwellen vom Knochen über das Wasser auf das Trommelfell und die Gehörknöchelchenkette. Daraus ergibt sich aber, daß neben der Machschen Theorie für den „pathologischen Weber" auch die Bezoldsche Theorie von dem durch Verwachsungen und verstärkte Spannungen der Bänder verbesserten Schallzufluß, d. h. durch verbesserte Überleitung der Schallwellen vom Knochen auf die Gehörknöchelchenkette, ihre Gültigkeit hat. Bewiesen wurde diese Theorie ferner durch das auf S. 452 ausführlich wiedergegebene Ergebnis meiner Untersuchungen über Anlagerung des Hammerkopfes, die regelmäßig besonders starke Verlängerungen der Knochenleitung ergaben.

Es ist in letzter Zeit durch Schön und Goldberger nun auch eine Erklärung für die verlängerte Knochenleitung gegeben worden, ähnlich der Lucaeschen Resonanztheorie.

Lucae nahm an, daß durch Reflexion der Schallwellen im Gehörgang und Mittelohr bei Fingerverschluß eine gegenseitige Verstärkung der Schallwellen stattfinden müsse durch Phasenverschiebung. Er nannte die Erscheinung Resonanz. Tonndorf hat sich meinem Einwand, daß bei der großen Wellenlänge der für den normalen Hörbereich in Betracht kommenden Töne eine Resonanz in dem außerordentlich kleinen Mittelohr selbst unter Einbeziehung des Gehörganges nicht in Betracht komme, voll angeschlossen, sowie daß die von Lucae angenommene Reflexion eben dem verhinderten Schallabfluß entspreche, von dem wir bei der Machschen Theorie zur Genüge gesprochen haben.

Auch gegenüber späteren Versuchen, die Mittelohrräume als Resonanzverstärker aufzufassen, z. B. von Kretschmann[2]), muß immer wieder auf die Kleinheit der anatomischen Verhältnisse hingewiesen werden, die eine Resonanz auch im günstigsten Falle erst von der viergestrichenen Oktave ab möglich machen.

Abgesehen davon, daß Schön und Goldberger mit ihrer Theorie wohl kaum die auf S. 452 wiedergegebenen Ergebnisse der Untersuchungen Ostmanns über die verschiedenen Stadien der Verlängerung der Knochenleitung bei akuter Otitis würden erklären können, spricht gegen ihre Anschauung, daß bei Füllung des Mittelohres, z. B. mit entzündlichen Massen, eine verstärkte Schädelresonanz und damit auch verstärkte Knochenleitung mit direkter Übertragung der Schallwellen auf das Innenohr die Folge seien, die Tatsache, daß bei Otosklerose mit

[1]) Tonndorf: Zitiert auf S. 450.
[2]) Kretschmann: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 108, S. 499.

der Wasserfüllung des ganzen Gehörganges auch nicht die geringste Verlängerung der Knochenleitung nachweisbar ist. Wir dürfen damit auch hier die wie gesagt in der Otologie immer wieder zur Erklärung der Erscheinungen im Mittelohr herangezogene Resonanztheorie ablehnen.

Da wir durch die beobachteten Erscheinungen veranlaßt wurden, die drei Theorien über die Verlängerung der Knochenleitung von Mach, Bezold und Lucae zu besprechen, will ich nur kurz erwähnen, daß noch zwei weitere aufgestellt sind, die allerdings aus dem Rahmen unserer Besprechung herausfallen. Die erste ist die Theorie des Labyrinthdruckes, die lange Zeit viel diskutiert, aber noch mehr bekämpft wurde. Nach ihr soll eine Erhöhung (Politzer) sowie eine Erniedrigung — Relaxation — (Bing) des Labyrinthdruckes zur Hörverschlechterung auch bei Knochenleitung führen. Zur Zeit haben diese Ansichten nach ihrer Widerlegung durch Bloch[1]), Hegener[2]) in seinem Referat, Stein und Cemach[3]), in allerletzter Zeit von Lüscher[4]), wohl nur noch historischen Wert.

Endlich existiert noch die Theorie der Phasenverschiebung von Brünings[5]), die von ihm selbst nur einmal vorgetragen, bisher nur durch Tonndorf[6]) und in meiner Arbeit eine Ablehnung erfuhr.

Auf Grund der Ergebnisse unserer Untersuchungen dürfen wir deshalb abschließend sagen, daß die verlängerte Knochenleitung unter pathologischen Verhältnissen zu erklären ist im Sinne der Machschen Theorie vom Zufluß und Abfluß sowie der Bezoldschen Theorie von der verbesserten Schallübertragung unter pathologischen Verhältnissen. Es hat keinen Zweck, zur Erklärung der Erscheinung der verlängerten Knochenleitung bei Mittelohrerkrankungen diese beiden Theorien immer wieder einander gegenüberzustellen, erst beide Theorien gemeinsam erklären voll die gefundenen Erscheinungen.

D. Einwirkung pathologischer Prozesse des Mittelohrs auf die Nachbarorgane.

Es bleibt uns nach der Betrachtung der funktionellen Erscheinungen unter pathologischen Bedingungen des schalleitenden Apparates nun die Aufgabe, noch die Störungen zu schildern, die durch die pathologischen Zustände des Mittelohres auf die Nachbarorgane ausgelöst werden. Absehen möchte ich dabei von den Prozessen, die entstehen durch Durchbruch und Fortleitung einer Eiterung in die umgebenden Gewebe. Ich denke dabei an die Fortleitung von Eiterungen auf das Innenohr [Zange[7])], ferner auf die Schädelhöhle mit den Folgeerscheinungen des Extraduralabscesses, der Menigitis, des Hirnabscesses, an die Durchbrüche zur Schädelbasis und längs der Wirbelsäule sowie die daraus entstehenden Blutungsgefahren, z. B. der Carotis interna sowie der Arteria maxillaris interna. All diese Prozesse gehören mehr in ein Handbuch der pathologischen Anatomie, die physiologischen Störungen, die dadurch entstehen, sind zu mannigfaltig, als daß sie hier geschildert werden könnten, und

[1]) Bloch: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 25, S. 113.
[2]) Hegener: Verhandl. d. dtsch. otol. Ges. 1909, S. 59.
[3]) Stein u. Cemach: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol., Festschr. f. Urbantschitsch 1919, S. 639.
[4]) Lüscher: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 11, S. 184. 1925.
[5]) Brünings: Verhandl. d. Dtsch. otol. Ges. 1910, S. 165.
[6]) Tonndorf: Zitiert auf S. 450.
[7]) Zange: Pathologische Anatomie und Physiologie der mittelohrentspringenden Labyrinthentzündungen. Wiesbaden 1910.

sind außerdem in jedem Lehrbuch und Handbuch der Ohrenheilkunde aufzufinden (Urbantschitsch, Politzer, Körner, Denker-Brünings).

Besprechen möchte ich dagegen hier kurz die Einwirkungen, die durch die Erkrankungen des Mittelohres auf die verschiedenen Nerven in der Nachbarschaft des Mittelohres und der Zellen des Felsenbeines ausgeübt werden, da hier teilweise zusammenfassende Darstellungen fehlen, die Literatur zerstreut ist und da hier im Laufe der Zeiten doch in manchem ein erheblicher Wechsel der Anschauungen zu verzeichnen ist.

I. Gesichtsmuskulatur.

Am bekanntesten sind die Schädigungen der Gesichtsmuskulatur durch Übergreifen des entzündlichen Prozesses auf den Nerv. facialis. Bekanntlich verläuft der Facialis im Canalis Fallopi in dichtester Nachbarschaft des Mittelohres, in manchen Fällen bestehen auch Dehzisenzen des knöchernen Kanales, so daß der Nerv nur von der Schleimhaut der Paukenhöhle bedeckt ist. Wenn demnach die meisten Schädigungen des Nerven auch durch nekrotisierende Eiterungen bei Scharlach, Masern, Diphtherie und Tuberkulose verursacht werden, so fehlen doch auch nicht solche bei akuten Eiterungen. Selbst in Fällen, bei denen das Trommelfell erhalten blieb, sehen wir otogene Lähmungen, sowie bei chronischen unkomplizierten Mittelohreiterungen, bei denen Politzer[1]) auf das recht häufige Vorkommen nur bei genauer Prüfung wahrnehmbarer Facialisparesen hinweist. Gegenüber den rheumatischen Paresen und Paralysen des Gesichtsnerven weist Neumann[2]) auf den Unterschied hin, daß die rheumatische Lähmung plötzlich aufzutreten pflegt und alle Äste — am stärksten den Mundwinkelast — befällt, während bei der otitischen Facialislähmung die Paralyse sich astweise entwickelt. Eine nicht ganz seltene Lähmungsursache des Facialis ist endlich die traumatische durch Frakturen des Felsenbeines, die dann den Facialis häufig in der Nähe des Annulus tympanicus treffen, oder infolge Verletzungen des Nerven bei der Operation.

Nach Bezold wurden ausgesprochene Facialislähmungen nur in 1% aller Mittelohreiterungen beobachtet. Daß die Regenerationsfähigkeit des Nerven eine recht erhebliche ist, dafür sprechen die zahlreichen in der Literatur angegebenen Fälle von Heilung selbst nach Ausstoßung des Labyrinths sowie nach operativer Verletzung des Nerven.

Beschrieben sind derartig otogene Lähmungen aus all den angegebenen Ursachen auch doppelseitig [Röpke[3])]. Es wird dabei hingewiesen auf den eigentümlich starren und unbeweglichen Gesichtsausdruck des Patienten. Die Unterlippe hing in einem von v. Tröltsch beobachteten Falle schlaff herab und das Kinn mußte beim Sprechen und Essen nach oben gedrückt werden. Als außerordentliche Seltenheit sind weiter auch Facialiskrämpfe von Walb und Ibuki[4]) nach Entzündungen des Mittelohrs beschrieben worden.

Man hat, gestützt auf das von Manasse ausgeführte Tierexperiment, versucht, durch Pfropfen des gelähmten Facialnerven an den Nerv. accessorius oder an den Hypoglossus die Funktion des Facialis wiederherzustellen. Die bisher erzielten Resultate des operativen Verfahrens lauten nach Politzer mit geringen Ausnahmen wenig befriedigend. Bei Pfropfung auf den N. accessorius treten in den wenigen erfolgreichen Fällen bei Aktion des Facialis störende Mitbewegungen in der Schultermuskulatur auf; bei Pfropfung auf den Hypoglossus wurde Lähmung und Atrophie der betreffenden Zungenhälfte beobachtet.

[1]) Politzer: Lehrbuch. 5. Aufl. S. 421, 1908.
[2]) Neumann: Wien. med. Wochenschr. 1903.
[3]) Röpke: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 73, S. 155. 1907.
[4]) Walb u. Ibuki: zitiert nach Tonndorf: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 8, S. 101. 1924.

II. Gaumen.

Wenig beachtet sind die partiellen Störungen am weichen Gaumen mit einer bei der Phonation wahrnehmbaren verringerten Beweglichkeit der dem erkrankten Ohre entsprechenden Gaumenhälfte, der Mann[1]) eine ausführliche Arbeit gewidmet hat. Während Rethi experimentell nachwies, daß der Levator palat. mollis nicht vom Nerv. facialis, sondern vom Vagus innerviert wird, ist Mann auf Grund seiner Studien an pathologischen Fällen der Ansicht, daß allerdings bei Vagusstörungen Gaumenparesen vorkommen, daß sie sich aber anders ausnehmen als die vom Facialis bedingten. Er kommt deshalb zu dem Schluß, daß Entzündungen des Mittelohrs irgendwo auf den Facialis übergreifen können und allein den vom Ganglion geniculi ausgehenden, im Nervus petrosus superficialis major verlaufenden Gaumenast schädigen.

III. Geschmack.

In engen Beziehungen zum Facialis stehen zwei Nerven, die die Paukenhöhle durchziehen, die Chorda tympani und der Plexus tympanicus. Auf die Abstammung der Fasern beider Nerven, die viel umstritten ist, will ich hier nicht eingehen.

Die Chorda tympani verläßt vor dem Durchtritt des Facialisstammes durch das Foramen stylo-mastoideum, nachdem sie sich schon oberhalb der Abgangsstelle vom Facialis als feiner Nerv losgelöst hat, in spitzem Winkel aufwärtssteigend einen feinen Spalt, den Fallopischen Kanal. Sie verläßt die Paukenhöhle wieder durch die Glasersche Spalte, zieht schräg nach vorn und abwärts zum Nervus lingualis, um mit diesem vereinigt sich zur Zunge zu begeben.

Durch Vereinigung des Nervus tympanicus, der von dem Ganglion petrosum des Glossopharyngeus von diesem abgeht, mit den Nervuli caroticotympanici, dem Nerv. petrosus profundus minor und dem Nerv. petrosus superficialis minor, entsteht so aus Anteilen des Sympathicus, Trigeminus, Facialis und Glossopharyngeus der Plexus tympanicus, der an der Paries labyrinthica der Paukenhöhle in der Knochenfurche des Sulcus tympanicus verläuft.

Beide Nerven werden nun häufig durch die Eiterungen der Paukenhöhle geschädigt, vor allem aber mindestens die Chorda tympani bei der Radikaloperation des Mittelohrs regelmäßig zerstört. Die danach auftretenden Geschmacksstörungen sind zuerst in der Otiatrie von Urbantschitsch[2]) studiert worden. Allmählich ist darüber eine große Literatur entstanden, die bei Kauder[3]) zu finden ist. Als Ergebnis dieser Untersuchungen wurde festgestellt, daß bei Zerstörung der Chorda tympani ein Geschmacksverlust in den vorderen zwei Dritteln derselben Zungenseite zu finden ist. Wird auch der Plexus tympanicus zerstört, der das hintere Drittel der Zunge, den weichen Gaumen, den Arcus palatoglossus und die hintere Rachenwand mit Geschmacksfasern versieht, so fällt auch dort die Geschmacksempfindung aus. Infolge seiner geschützten Lage in einer Knochenfurche wird der Plexus meist aber nur geschädigt, nicht zerstört, so daß auch bei doppelseitiger Schädigung beider Nerven durch die Radikaloperation kein völliger Geschmacksausfall die Folge ist. Es bleiben noch Geschmacksinseln bestehen, die den Defekt so weit verdecken können, daß der Geschmacksverlust auf dem größten Teil der Zunge dem Patienten nicht zum Bewußtsein kommt.

Nach den Untersuchungen Kauders[3]) sind beide Nerven für die Zunge reine Geschmacksnerven. (Der Plexus tympanicus gibt an die Mittelohrschleim-

[1]) Mann: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 47, S. 1. 1904.

[2]) Urbantschitsch: Beobachtungen über Anomalien des Geschmackes, der Tastempfindung und der Speichelsekretion infolge der Erkrankungen der Paukenhöhle. Stuttgart 1876.

[3]) Kauder: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 68, S. 69. 1906.

haut die sensiblen Fasern ab.) Die manchmal nachweisbare Abschwächung der Tastempfindung auf den Partien, die des Geschmacks verlustig sind, hat ihren Grund wahrscheinlich im Fehlen der Geschmacksempfindung, die, mit der Tastempfindung kombiniert, eine feinere Wahrnehmung taktiler und thermischer Reize ermöglicht.

IV. Speichelsekretion.

Über Chorda tympani und Plexus tympanicus verläuft auch ein Teil der Fasern für die Speichelsekretion. So vermochte Urbantschitsch[1]) an mehreren Patienten durch Einblasen von Alumen in die Paukenhöhle sowie durch Sondierung der medialen Paukenwand eine Salivation zu erregen. Nach Zerstörung des Facialis sowie nach Zerstörung der Chorda tympani fiel diese reflektorische Speichelsekretion aus. [Literatur siehe Urbantschitsch[2]).]

V. Auge.

Einwirkungen auf das Auge können auf doppeltem Wege durch Erkrankungen des Mittelohres zustande kommen. Einmal wieder vom Facialis her, zweitens durch intrakranielle Schädigungen des Oculomotorius, des Trochlearis, Abducens und Trigeminus.

Beschrieben ist als Folge einer Facialislähmung ein Versiegen der Tränensekretion. Nach Köster[3]) handelt es sich dabei um Läsion der sekretorischen Nervenfasern, welche den Stamm des Nervus facialis durch das Ganglion geniculi verlassen und mit dem Nervus petrosus superficialis major zum Ganglion sphenopalatinum ziehen, um von dort durch Vermittlung des zweiten oder des ersten Trigeminusastes zur Tränendrüse zu gelangen.

Bei Lähmungen des Facialis fehlt der Lidschluß, es kann Ectropium entstehen und zugleich können infolge des fehlenden Schutzes der Lider Hornhautschädigungen auftreten. Andererseits ist aber auch Blepharospasmus als Folge eines Stapediuskrampfes im Ohre beschrieben worden [Gottstein[4])]. Bekanntlich versorgt der Facialis sowohl den Musc. Orbicularis palpebrarum wie den Musc. stapedius. Als physiologischen Beweis für den Zusammenhang der beiden Muskeln finden wir häufig den Hinweis auf die Erscheinung, daß man bei kräftigem Schluß der Augenlider ein tiefes Summen im Ohr wahrnehmen kann. Andererseits wird Blepharospasmus angeblich aber auch gelegentlich durch Reizung des Trigeminus vom Mittelohr aus verursacht. Rampoldi[5]) berichtet z. B. über einen Fall, bei dem durch einen Fremdkörper im Gehörgang ein derartiger Krampf der Lider verursacht wurde, der durch Cocaineinträuflung in den Gehörgang beseitigt werden konnte.

Allerdings muß man gegenüber dieser Beobachtung Rampoldis die Frage aufwerfen, die sich gegenüber zahlreichen Angaben über Reflexbeziehungen zwischen Auge und Ohr auf dem Wege des Trigeminus immer wieder ergibt, inwieweit es sich hier um einen wirklichen Reflex oder um psychische Einwirkungen handelt. Im angegebenen Falle spricht für das letztere meines Erachtens schon die Tatsache, daß Cocain an der Epidermis des Gehörganges bei Aufträufelung nur eine geringe Wirkung auszuüben pflegt.

[1]) Urbantschitsch: Zitiert auf S. 463.
[2]) Urbantschitsch: Lehrbuch der Ohrenheilk. 4. Aufl. 1901. S. 125.
[3]) Köster: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 89.
[4]) Gottstein: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 16, S. 61. 1880.
[5]) Rampoldi: zitiert nach Kries: Beziehungen des Sehorgans und seiner Erkrankungen zu den übrigen Krankheiten des Körpers, S. 290. Wiesbaden 1893.

Urbantschitsch[1] [2]) hat diesen angeblichen Reflexbeziehungen vor allem Beachtung geschenkt. Er behauptet einen Einfluß der Erkrankungen des äußeren und mittleren Ohres auf die Sehempfindungen. Er will z. B. eine Verbesserung des Sehvermögens nach Tubenbougierung gesehen haben. Politzer[3]) führt demgegenüber aus, daß, hätten die Hörstörungen jenen vermeintlichen Einfluß auf das Auge, so müßten Sehstörungen bei Ohrenkranken viel häufiger vorkommen, als dies der Fall ist, und er weist außerdem auf die bekannte Tatsache hin, daß die Mehrzahl der Taubstummen über ein scharfes Auge und ebenso die meisten Blinden über ein scharfes Gehör verfügen. Auch Ostmann[4]) lehnt die Angaben von Urbantschitsch auf Grund von vergleichenden Untersuchungen ab.

Die zweite Schädigungsmöglichkeit des Auges liegt nun, wie schon ausgeführt, in der Möglichkeit einer intrakraniellen Schädigung des Oculomotorius, Trochlearis, Abducens und des Trigeminus.

Am häufigsten und am meisten studiert ist unter diesen die Lähmung des Abducens, der anscheinend von den hier in Betracht kommenden Nerven der empfindlichste ist. Wie diese Schädigungen zustande kommen, ist noch sehr umstritten. Ich verweise dazu auf den Vortrag von Knick[5]) und die anschließende Diskussion sowie für die neueste Literatur auf eine Arbeit von Ulrich[6]). Es scheint danach, als ob drei Schädigungsmöglichkeiten dieser Nerven im Gefolge einer entzündlichen Mittelohrerkrankung vorliegen können. Einmal können die Nerven infektiös-toxisch geschädigt werden, weiter im Verlauf seröser Meningitiden, und endlich sind verschiedene Fälle beschrieben, die die alte Theorie von Gradenigo zu bestätigen scheinen, daß die Ursache dieser Lähmungen in einer Ostitis des Felsenbeines zu suchen ist. Eine solche Entstehung ist gelegentlich wohl möglich, da wir Felsenbeine mit weiter Pneumatisation kennen, bei denen sich bis zur Spitze hin Zellen finden, und da auch an der Basis des Felsenbeines gelegentlich derartige, gleichsam versprengte Eiterungen zur Beobachtung kommen.

An der Spitze des Felsenbeines liegen nun die vier genannten Nerven dicht beieinander, und wie wir wissen, daß gelegentlich Lähmungen dieser Nerven von den Nebenhöhlen der Nase, vor allem der Keilbeinhöhle aus entstehen können [Onodi[7])], so sind sie auch von der Felsenbeinspitze aus leicht erklärlich und verschiedentlich beobachtet.

Die Schädigung der drei motorischen Nerven ergeben Lähmungen, für den Trigeminus schildert Schlander[8]) die auftretenden Schmerzen als zeitweilig oder anfallsweise auftretend. Meist werden die Beschwerden als Stechen, Brennen, Druck an einem ganz bestimmten Punkte der Schläfe geschildert, oder der Schmerz sitzt hinter dem Auge und strahlt gegen den Bulbus hin aus. Weiter kommen supra- und infraorbitale Neuralgien sowie Schmerzen in den Zähnen vor. Als Irradiationserscheinungen sind außerdem ausstrahlende

[1]) Urbantschitsch: Über den Einfluß von Trigeminusreizen auf die Sinnesempfindungen, insbesondere auf den Gesichtssinn. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 30, S. 129.

[2]) Urbantschitsch: Lehrb. d. Ohrenheilk. 4. Aufl. 1901.

[3]) Politzer: Lehrbuch. 5. Aufl., S. 622. 1908.

[4]) Ostmann: Über die Beziehungen zwischen Auge und Ohr. v. Graefes Arch. f. Ophth. Bd. 43, S. 1. 1897.

[5]) Knick: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u Ohrenheilk. Bd. 3, S. 136. 1922.

[6]) Ulrich: Zeitschr. f. Hals , Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 9, S. 403. 1925.

[7]) Onodi: Über die rhinogenen und otogenen Läsionen des Oculomotorius, Trochlearis, Trigeminus und Abducens. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 69, S. 1. 1913.

[8]) Schlander: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 57, S. 975. 1923.

Schmerzen im Hinterkopf, Nacken und Hals beschrieben. Als ein selteneres Vorkommnis werden außerdem Anästhesien im V. Gebiet vermerkt, die die Mitbeteiligung des Ganglion Gasseri zuerst andeuten können.

VI. Psyche.

Die Fragen, die sich hier ergeben, noch zu besprechen, würde zu weit führen, selbst wenn ich die Störungen nach Hirneiterungen ausscheide. Ich will deshalb hier nur auf zwei Arbeiten hinweisen, von denen die eine die psychischen Störungen nach Warzenfortsatzoperationen schildert [Grossmann[1])], während die von Urbantschitsch[2]) über Störungen des Gedächtnisses infolge von Erkrankungen des Ohres berichtet, verbunden mit ausgedehnten experimentellen Untersuchungen über eine Beeinflussung des Gedächtnisses.

---

[1]) Grossmann: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 49, S. 209. 1905.
[2]) Urbantschitsch: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 51, S. 145. 1917.

Die Cochlea der Säuger und der Vögel, ihre Entwicklung und ihr Bau[1]).

Von

Hans Held

Leipzig.

Mit 39 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Waldeyer, W.: Hörnerv und Schnecke. Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen. Leipzig 1876. — Retzius, G.: Das Gehörorgan der Wirbeltiere, I (Fische und Amphibien) u. II (Reptilien, Vögel, Säugetiere). Stockholm 1881 u. 1884. — Schwalbe, G.: Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. Erlangen 1887. — Siebenmann, F.: Mittelohr und Labyrinth. v. Bardelebens Handbuch der Anatomie des Menschen Bd. V, 2. 1898. — Krause, R.: Entwicklungsgeschichte des Gehörorgans, 1901. Hertwigs Handbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte Bd. II, 2. 1906. — Ebner, V. v.: Schnecke und Schnekkengang. Köllikers Handbuch der Gewebelehre des Menschen Bd. III, 2. Leipzig 1902. — Plate, L.: Allgemeine Zoologie Bd. II. Jena 1924.

I. Historische Einleitung.

Die Gehörschnecke des Menschen und der Säugetiere, die *Cochlea*, ist 1561 von Gabriel Fallopia[2]) entdeckt worden. Daß in ihr wie in einem knöchernen Gehäuse ein besonderes und ebenfalls spiralig angeordnetes Organ eingeschlossen ist, welches vom Nervus acusticus innerviert wird, wurde jedoch erst spät, 1851, von Alphonse Corti[3]) gefunden. Eine so lange Zeit hat verfließen sollen, bis das die Schallwellen perzipierende Sinnesorgan von der Wissenschaft erobert worden ist. Die Zwischenzeit ist von der Auffindung wichtiger Einzelheiten ausgefüllt, welche die bahnbrechende Tat Cortis vorbereiteten. Scarpa[4]) entdeckte 1789 das im Innern der knöchernen Schneckenkapsel gelegene *häutige Ohrlabyrinth* und zeigte für die Cochlea, daß ein weiches Spiralblatt, welches an der genauen Grenze der Flüssigkeitsströme beider Schneckenskalen gelegen ist, nichts weiter wie eine Duplikatur der periostalen Innenauskleidung der Schnecke bedeutet und vollständig herumläuft, während das knöcherne Spiralblatt mit seinen vielen und strahlenförmig sich ausbreitenden Kanälchen schon

[1]) Abgeschlossen 1. November 1924.

[2]) Fallopia: Observ. anatom. II. 1561.

[3]) Corti, A.: Recherches sur l'organe de l'ouïe des mammifères. I. Limaçon. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 3. 1851.

[4]) Scarpa, Ant.: Anatom. disquisitiones de auditu et olfactu. Ticini 1789.

vorher mit einem Häkchen endet. An dieser Stelle fand dann später Breschet[1]) (1833) das Spitzenloch der Schnecke, ihr *Helicotrema*, durch welches die Perilymphe der Scala vestibuli in die Scala tympani überströmt, um die Schallschwingungen hier hinein sich fortpflanzen zu lassen. Und Hannover[2]) war es (1842), welcher den Inhalt jener zahlreichen Radiärkanäle der Lamina spiral. ossea erkannte, feine Nervenfasern, die wie Klaviersaiten ausgespannt und an der Randleiste des knöchernen Spiralblattes befestigt sein sollten.

Nun folgen in der Geschichte die Untersuchungen von E. Huschke[3]) (1831 bis 1834). Sie brachten die so bedeutungsvolle entwicklungsgeschichtliche Entdeckung, daß das ganze häutige Ohrlabyrinth aus einer kleinen Einstülpung des oberflächlichen Epidermisblattes, dem *Gehörgrübchen*, hervorgeht, und zeigten für die Anatomie der Cochlea, daß an jenem Rande der Lam. spir. ossea zwei durch den Sulcus spir. int. „getrennte Randlippen" ausgebildet werden, das „*Labium vestibulare*" und das „*Labium tympanicum*", von denen das erstere durch zahlreiche parallelgestellte „Gehörzähne" oder „Warzen" ausgezeichnet ist, während dieses sich in eine *Zona membranacea* auszieht, die zwei auffällige Abschnitte aufweist, einen inneren glatten Bezirk und einen äußeren „*gefaserten*" *Teil*, die jetzt sogenannte Zona pectinata, deren Fasern man als Gehörsaiten definiert.

Breschet hatte bereits nachgewiesen, daß die verschiedenen Schnecken verschieden stark gewunden sein können. Mensch und Pferd zeigen $2^1/_2$, der Hase 3 und das Schwein 4 Spiralwindungen, eine Reihe, welche dann von J. Ibsen[4]) nach unten hin erweitert wurde durch die Auffindung einer nur sehr schwach gebogenen röhrenförmigen „Schnecke" beim Ameisenigel, deren Innenraum einfach der Länge nach durch die Membrana basilaris oder Zona membranacea geteilt wird, welche in ihrer strukturlosen ersten Zone nach Todd und Bowmann[5]) (1847) allgemein die zugespitzten Enden der Hörnervenfasern enthält.

Die letzte große Entdeckung vor Corti gemacht zu haben, dieser Ruhm gebührt Reissner[6]), welcher in seiner Dissertation (1831) nachwies, daß die Schnecke, in deren Achse der Nervus cochlearis eingebettet verläuft, außer von den beiden Skalen noch in ihrer ganzen Länge von einem dritten und besonderen Kanal, dem *Canalis cochlearis*, durchzogen ist, welcher ebenfalls spiralig verläuft und etwas plattgedrückt zwischen die beiden Skalen eingefügt ist, und zwar so, daß seine eine Wand von der Lam. spir. membranacea, die andere und ihr gegenüberliegende dagegen von einer neuen und sehr zerreißlich dünnen Haut eingenommen wird, der heute sog. Reissnerschen Membran. Dies war die erste vollständige Beschreibung des Canalis oder Ductus cochlearis. Und in ihm entdeckte dann noch in demselben Jahr A. Corti[7]) das Sinnesorgan des N. cochlearis, das *Cortische Organ*.

Von einer Skizzierung der vielen neuen Tatsachen, welche Corti selbst bei seiner Entdeckung eines neuen Sinnesorganes unmittelbar heranführte, mag an dieser Stelle abgesehen werden, ebenso von den ihr folgenden Untersuchungen,

---

[1]) Breschet, G.: Études anatom. et physiol. sur l'organe de l'ouïe et sur l'audition dans l'homme et les animaux vertébrès. Paris 1833.

[2]) Hannover, Ad.: Mikroskop. Untersögelser af Nervesystemet. Kjöbenhavn 1842.

[3]) Huschke, E.: Frorieps Notizen 1832, Nr. 707; Isis 1831, 1833, 1834.

[4]) Ibsen, J.: Atlas anatomicus auris int. comp. Kjöbenhavn 1846.

[5]) Todd, R. B. u. W. Bowmann: The physiol. Anatomy and Physiology of man. London 1847.

[6]) Reissner, E.: De auris internae formatione. Inaug.-Dissert. Dorpat 1851.

[7]) Corti, A.: Recherches sur l'organe de l'ouïe des mammifères. I. Limaçon. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 3. 1851.

die Kölliker[1]), Deiters[2]) Leydig[3]), Hensen[4]), Hasse[5]) u. a. tiefer in den Bau des Gehörorganes haben eindringen lassen. Bei der Beschreibung seiner verschiedenen histologischen Einrichtungen soll hierauf zurückgegriffen werden.

Für die umfangreiche ältere Literatur verweise ich auf das monumentale Werk von G. Retzius[6]) (1884), für die neuere Literatur auf die eingehende Übersicht von W. Kolmer[7]) (1911).

II. Entwicklung des Gehörlabyrinthes.

Aus dem *Ektoderm*, aus welchem das gesamte Nervensystem und alle Sinnesepithelien hervorgehen, wird auch das *Gehörlabyrinth* abgegliedert. Es stülpt sich ein bestimmter, durch frühzeitiges Wachstum seiner Epithelzellen ausgezeichneter Bezirk, die *Gehörplatte*, zu dem *Gehörgrübchen* (bei 2 Tage alten Hühnchen- und 15 Tage alten Kaninchenembryonen) ein, welches sich dann zu der anfangs einschichtigen *Gehörblase* zusammenschließt, um in der Folge vom ektodermalen Mutterboden abgelöst zu werden und in die Tiefe vorzudringen. Hierbei wird an der Stelle der Abschnürung der dorsalste Zipfel der Gehörblase zu einem dünnen Gang umgebildet, welcher bei den Selachiern auf der Hautoberfläche ausmündet und somit das Ohrlabyrinth mit dem umgebenden Wasser kommunizieren läßt (*Duct. endolymphaticus*, *Recessus labyrinthi*), bei allen übrigen Wirbeltieren aber sich vollständig abschließt, um an dem geschlossenen Ende zu einem Sack erweitert zu werden, der anfangs an der lateralen Seite des Gehirnrohres, später unter der Dura mater liegt.

Das Bild der längsovalen Gehörblase gleicht im allgemeinen sehr dem *Gehörorgan der Wirbellosen*, einer unter der Epidermis gelegenen und mit einer Flüssigkeit, der *Endolymphe*, gefüllten Blase, deren Epithel zu einem Teil aus niedrigen und mit Flimmerhaaren versehenen Zellen besteht, zum anderen Teil zu zylindrisch geformten *Sinneszellen* differenziert ist, aus deren freier Seite die unbeweglichen Sinneshaare in die Endolymphe hineingewachsen sind, wo sie entweder durch eine einfache Deckhaut oder noch durch kalkhaltige Otolithen belastet sind.

Die *Gehörblase der Wirbeltiere* differenziert sich nun im groben zunächst in eine *Pars superior* und in eine *Pars inferior*, zwei Ausbuchtungen, welche im Innern durch eine geringe Epithelfalte geschieden sind. Aus der ersteren gehen der *Utriculus*, in dem sich weiterhin die Sinnesfläche einer *Macula acustica* ausbildet, und die drei *Canales semicirculares* hervor, welche als flache halbkreis-

[1]) Kölliker, A.: Mikroskopische Anatomie oder Gewebelehre des Menschen. Leipzig 1852. 2. Aufl. 1855. — Kölliker, A.: Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. Leipzig 1861.

[2]) Deiters, O.: Untersuchungen über die Lamina spir. membranacea. Bonn 1860 u. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 10. 1860. — Deiters, O.: Untersuchungen über die Schnecke der Vögel. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med. 1860.

[3]) Leydig, F.: Lehrb. d. Histol. d. Menschen u. d. Tiere. 1857.

[4]) Hensen, V.: Zur Morphologie der Schnecke des Menschen und der Säugetiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 10. 1863. — Hensen, V.: Über Böttchers Entwicklung und Bau des Gehörlabyrinths usw. Arch. f. Ohrenheilk. 1871.

[5]) Hasse, C.: Die Schnecke der Vögel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 17. 1867. — Hasse, C.: Beiträge zur Entwicklung der Gewebe der häutigen Vogelschnecke. Ebenda.

[6]) Retzius, G.: Das Gehörorgan der Wirbeltiere. II. Stockholm 1884. — Retzius, G.: Biol. Untersuchungen. N. F. III. 1892.

[7]) Kolmer, W.: Histologische Studien am Labyrinth mit besonderer Berücksichtigung des Menschen, der Affen und der Halbaffen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 74. 1909. — Kolmer, W.: Der Bau der Endapparate des Nervus octav. und deren physiologische Bedeutung. Ergebn. d. Physiol. Bd. 11. 1911. — Kolmer, W.: Zur Kenntnis des Verhaltens der Neurofibrillen in der Peripherie. Anat. Anz. Bd. 27. 1905.

förmige Taschen ausgestülpt werden, deren Mittelteil verklebt und eingerissen wird, während sich der ganze Randteil zu einem rundlichen Kanal erweitert. Auch die halbkreisförmigen Kanäle erhalten ihre Sinnesflächen, die *Cristae acusticae*, welche in dem zur *Ampulle* aufgeblähten Anfangsstück jedes Kanales am Utriculus aus einem verdickten Epithelstreifen entwickelt wird. Die Ausgestaltung der *Pars inferior* vollzieht sich in der Reihe der Wirbeltiere viel weniger einheitlich. Bei den Selachiern ist überhaupt schon die ganze untere Partie der Gehörblase reichhaltiger an Anlagen. Drei Gebilde gehen aus dem in der Richtung von vorn nach hinten länglich ausgezogenen Blasenteil hervor, *Utriculus*, *Sacculus* und *Lagena*, die in gleicher Reihenfolge entstehen. Bei den *Teleostiern* und auch noch bei den *urodelen Amphibien* gehen dagegen aus der Pars inferior nur der *Sacculus* und die *Lagena* hervor. Ein neuer Entwicklungstypus, derjenige der höheren Wirbeltiere, beginnt dann mit den *Anuren* und besteht darin, daß aus dem hintersten und obersten Bezirk der Lagena eine besondere Anlage ausgestülpt wird, die *Pars basilaris lagenae*, in welcher sich die *Papilla acustica basilaris* entwickelt, eine Anlage, die bei den *Sauropsiden* und *Säugern* prädominiert, während der übrige Teil der Lagena verkümmert. Bei den Sauropsiden ein kaum gebogenes Rohr, rollt sich die embryonale *Lagena der Säuger* spiralig zur *Cochlea* auf, indem sich bei den einzelnen Tieren verschieden zahlreiche Windungen übereinander erheben. So erhält die Schnecke von *Echidna* nur $^1/_2$ Windung, die von *Igel*, *Hamster* und *Phocaena* $1^1/_2$, von anderen Waltieren 2, von *Katze* und *Mensch* $2^1/_2$, von *Rind* $3^1/_2$, von *Cavia cobaya* $4^1/_2$, von *Coelogenys paca* endlich 5 Windungen. Im *Sacculus* entsteht eine *Macula acustica*; in der *Lagena* resp. dem *Ductus cochlearis* der Säuger wird dagegen die *Papilla acustica basilaris* oder das *Cortische Organ* als Sinnesepithel entwickelt.

Anfangs- und Endstück des *Ductus cochlearis* enthalten späterhin eine verschiedene Form. Während das Endstück im erwachsenen Zustand, das *Caecum cupulare* die einfache Form eines blindgeschlossenen Rohres behält, wird das dem Sacculus zu gelegene Anfangsstück zum *Caecum vestibulare* erweitert, und fast gleichzeitig die ursprünglich weite Kommunikationsöffnung zwischen Sacculus und dem aus ihm herausgewachsenen Ductus cochlearis zum schlauchartig dünnen und dann seitlich vom Caecum vestibulare abgehenden *Canalis reuniens* verengert.

Die Querschnittsform des mit Endolymphe gefüllten Duct. cochlearis ist zunächst rundlich, dann oval und schließlich dreiseitig, eine Umbildung, welche mit der Einhüllung des ektodermalen Schneckenganges durch mesodermales Bindegewebe und seine weitere histologische Ausgestaltung verknüpft ist, wie Böttcher[1]) in grundlegender Weise nachgewiesen hat. Es sondert sich das zellreiche Bindegewebe in eine innere, weiche, viel gallertige Intercellularsubstanz enthaltende Lage und in eine äußere, feste Schicht, welche zum Knorpelgewebe wird und jene *Knorpelkapsel der Cochlea* liefert, die dann später im Zusammenhang mit der allgemeinen Labyrinthkapsel verknöchert. Auch das in der Achse aller Windungen des epithelialen Ductus cochl. gelegene und den Nervus cochlearis und die ihn begleitenden Blutgefäße einhüllende Mesoderm macht die gleiche Entwicklung durch, so daß nacheinander die faserige, knorpelige und knöcherne Schneckenspindel, der *Modiolus*, entsteht, in welchem der Nervus cochlearis und sein Ursprungsganglion, das *Ganglion cochleare s. spirale* eingebettet liegen, und in entsprechender Weise die von ihm abgezweigte *Lamina spiralis* zustande kommt, deren erster und zum Ductus cochlearis hin führender Abschnitt schließ-

[1]) Böttcher, O.: Über Entwicklung und Bau des Gehörlabyrinths nach Untersuchungen an Säugetieren. Dresden 1869. — Böttcher, O.: Kritische Bemerkungen und neue Beiträge zur Literatur des Gehörlabyrinths. Dorpat 1872.

lich zur *Lamina spiralis ossea* mit ihren radiären Nervenkanälchen wird, während die im Bereich des Ductus cochlearis liegende zweite Strecke bindegewebig bleibt (*Lamina spiralis membranacea*).

Während aller dieser histogenetischen Prozesse ist auch die Bildung der *perilymphatischen Räume* eingeleitet und durchgeführt worden, ein Vorgang, welcher demjenigen allgemein entspricht, der beim Gehirn den *Subarachnoidealraum* oder im Auge das *Spatium suprachorioidale* entstehen läßt. Sie besteht in einem fettigen Zerfall der Bindegewebszellen und einer Verflüssigung der gallertigen Zwischensubstanz und spielt sich ausschließlich an der vestibularen und tympanalen Wand des bereits dreiseitig-oval gewordenen Ductus cochlearis ab. Seine äußere, der Schneckenkapsel zugewandte Bindegewebshülle wird nicht hiervon betroffen. Sie wird zum Perichondrium resp. zum Periost, in welchem in der Folge das *Ligament. spirale* als äußere Ansatzstelle der während aller dieser histogenetischen Prozesse rein faserig bleibenden *Membrana basilaris* sich herausbildet.

III. Differenzierung des Ductus cochlearis.

Membrana tectoria.

Ob die Differenzierung der Sinnesfläche völlig unabhängig erfolgt, ist heute nicht sicher zu entscheiden. R. Krause[1]) (1896 und 1901) hat gemeint, daß sie durch das Einwachsen der Hörnervenfasern vom Ganglion cochleare her hervorgerufen wird, welches ja schon früh der Gehörblase anliegt und vorzeitige Neuroblasten ausbildet. Die Reihenfolge beider Prozesse ist sicherlich eine derartige. Aber es bleibt trotzdem unentschieden, ob die innere Differenzierung der Sinneszellen erst nach ihrer Innervation beginnt oder schon vorher eingesetzt hat. Jedenfalls ist die Sonderung des Epithels in *Sinneszellen und Stützzellen* im Bereich der tympanalen Wand des Ductus cochlearis nicht das erste entwicklungsgeschichtliche Zeichen für die Vorbereitung der Funktion. Zuerst wird die *Membrana tectoria* angelegt [Held 1909[2])], welche sich aus feinen *Fibrillen* aufbaut, die schon vor der Bildung der sog. Epithelwülste aus den mit Diplosomen und Außengeißeln versehenen freien Seiten aller im axialen Winkel des Ductus cochlearis gelegenen Epithelzellen emporschießen und an ihrer gesamten Oberfläche von einer *Deckhaut* überzogen werden, die noch ein besonderes und aus feineren bis gröberen Fasern zusammengewirktes *Decknetz* enthält (Abb. 80).

Nach Kölliker[3]) (1855 und 1861) soll die M. tectoria eine Cuticularbildung des großen Epithelwulstes sein, den auch Hensen[4]) (1871) als ausschließliches Bildungsorgan bezeichnet, nach Böttcher dagegen [1869 und 1872[5])] aus Zell-

[1]) Krause, R.: Die Endigungsweise des Nervus acust. im Gehörorgan. Verh. der Anat. Ges. Berlin 1896. — Krause, R.: Die Entwicklung des Aquaeduct. vestibuli s. Duct. endolymphat. Anat. Anz. 1901.

[2]) Held, H.: Untersuchungen über den feineren Bau des Ohrlabyrinths der Wirbeltiere. I. Zur Kenntnis des Cortischen Organs usw. und II. Zur Entwicklungsgeschichte des Cortischen Organs und der Mac. acustica bei Säugern und Vögeln. Abh. d. sächs. Akad. d. Wiss., mathem.-phys. Kl. 1902 und 1909. — Held, H.: Die Sinneshaare des Cortischen Organs und ihre Beziehung zur M. tectoria. Zeitschrift f. Hals-, Nasen- u. Ohrenkrankh. Bd. 9. 1924.

[3]) Kölliker, A.: Mikroskopische Anatomie oder Gewebelehre des Menschen. Leipzig 1852. 2. Aufl. 1855. — Kölliker, A.: Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. Leipzig 1861.

[4]) Hensen, V.: Zur Morphologie der Schnecke des Menschen und der Säugetiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 10. 1863. — Hensen, V.: Über Böttchers Entwicklung und Bau des Gehörlabyrinths usw. Arch. f. Ohrenheilk. 1871.

[5]) Böttcher, O.: Zitiert auf S. 470.

fortsätzen beider Epithelwülste, des großen und kleinen Epithelwulstes, hervorgehen und bei den Sinneszellen des letzteren sogar mit ihren Sinneshaaren identisch sein, die nur abgerissene Reste bedeuteten, eine Differenz der Meinungen, die sich bis in die Neuzeit hinein fortgesetzt hat. So nennt z. B. Rickenbacher[1]) (1901) die erste Anlage der Deckmembran im Sinne der Köllikerschen Definition ein „homogenes Häutchen", und Wittmaack[2]) (1918 und 1924) läßt Sinneshaare und Deckmembran organisch zusammenhängen, ursprünglich Sinneshaare und Deckmembranfibrillen, dann neuerdings nur noch Sinneshaare und ihre basale Grundschicht.

Eine Cuticularbildung kann die M. tectoria nicht genannt werden, denn sie ist von Anfang an keine homogene Ausscheidung, sondern eine Summe von Fibrillen, welche mit ihrer Breite die erst später und unter ihr sich bildenden beiden Epithelwülste bedeckt. Während aus dem *kleinen Epithelwulst*, und zwar nur aus seinen Stützzellen die embryonalen Haftfasern der Deckmembran hervorgehen, die unmittelbar unter dem Decknetz axialwärts verlaufen und später bis auf das Löwenbergsche Randnetz zurückgebildet werden, liefert der *große Epithelwulst* im Verein mit den im axialen Winkel des Ductus cochlearis gelegenen Epithelzellen, welche in der Folgezeit den Sulcus spiralis internus einnehmen und im Labium vestibulare eingelassen stehen, die Hauptmasse der Membr. tectoria, ihre Mittel- und Innenzone. Und erst dann, wenn die M. tectoria in ihren wesentlichen Bestandteilen angelegt ist, kommt es zur Bildung der *Sinneshaare*, welche ebenfalls als Protoplasmaprodukte aus den freien Seiten der gesonderten Sinneszellen, aber zum Unterschied von den langen Fibrillen und Fasern der Deckmembran als relativ sehr kurze und qualitativ durchaus verschiedene stiftartige Gebilde (Abb. 81 u. 82) auswachsen (Held 1909). In der letzten Periode ihrer Entwicklung löst sich bei den Säugetieren die Deckmembran

Abb. 80. *Ductus cochlearis* mit der *ersten Anlage der M. tectoria.* II. Windung. Meerschweinembryo, 2,3 cm. Querschnitt.

[1]) Rickenbacher, O.: Untersuchungen über die embryonale M. tectoria des Meerschweinchens. Anat. Hefte Bd. 16. 1901.

[2]) Wittmaack, K.: Zur Kenntnis der Cuticulargebilde des inneren Ohres, mit besonderer Berücksichtigung der Lage der Cortischen Membran. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. N. F. Bd. 48. 1918. — Wittmaack, K.: Über die Beziehungen der Sinneshaare zur Cortischen Membran. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 7, S. 4. 1924. — Über Markscheidendarstellung und den Nachweis von Markhüllen der Ganglienzellen im Acusticus. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 61. 1906.

Abb. 81. Cortisches Organ. II. Windung. Kaninchenfoetus. Quer.

im Bereich ihrer Mittelzone von dem epithelialen Mutterboden ab (Abb. 82, 83), unter gleichzeitiger Ausbildung einer *homogenen basalen Grundschicht*, welche die Fibrillen in ihrer ursprünglichen Stellung fixiert, während die Haftfasern der Außenzone ihren Ursprung verlieren und zurückgebildet werden. Zugleich wölbt sich die ursprünglich nur bis zum axialen Rand der inneren Haarzellenreihe reichende Mittelzone der M. tectoria peripheriewärts über die ganze Sinnesfläche immer mehr hinweg, so daß schließlich die *Sinneshaare aller Haarzellen* unter ihr zu stehen kommen, ein tendenziöser und der Funktion unmittelbar zugewandter Prozeß (Hensen, Held). Von besonderer Bedeutung ist in diesem ganzen Lösungsprozeß, der übrigens im Anfang der Basalwindung einsetzt und dem Caecum cupulare zu fortschreitet, daß die Ablösung der Membran nicht an ihrem äußeren Rande, sondern an der dem immer mehr sich ausbildenden Labium vestibulare entsprechenden Grenze der Innen- und Mittelzone beginnt und peripheriewärts vorschreitet. Auf diese Weise bleibt die Innenzone der M. tectoria als Befestigungszone in dauernder Verbindung mit den freien Seiten der Epithelzellen des späteren Labium vestibulare und behält dadurch ihre für den Stoffwechsel der ganzen Deckmembran außerordentlich wichtige Beziehung bei. Hand in Hand mit der Hebung des Labium vestibulare, als einer Folge des sogar intraepithelial vordringenden Bindegewebes (Abb. 82), arbeiten dann jene Faktoren, welche die Höhe des später den Sulcus spiralis internus auskleidenden Epithels abnehmen, diejenige der ganzen Sinnesfläche dagegen zunehmen lassen (Abb. 83) und dadurch die Lage der gelösten Membran dicht über den Spitzen der Sinneshaare mitbestimmen. Bei dieser Art der Lösung wird die Membran bis zuletzt — d. h. bis auch der periphere Rand frei wird — in einer derartigen Lage ausgespannt gehalten, für welche dann späterhin und in der Zeit der Funktion die homogene und im Vergleich zu den Fibrillen festere basale Grundschicht sowie der von ihrem Stoffwechsel abhängige Turgor der Membran zu sorgen haben.

Auch im Ductus cochlearis der *Schnecke der Vögel* spielt sich die Entwicklung der Membrana tectoria bis auf die letzte und hier fehlende Periode in sonst prinzipiell gleicher Weise ab. So spannt sich bereits bei 7—8 Tage alten Hühnerembryonen über den Epithelwulst — den einzigen, welcher zur Ausbildung gelangt — die aus emporsteigenden Radiärfibrillen und einer netzig-faserig strukturierten Deckhaut zusammengesetzte M. tectoria hinweg, welche, je älter das Embryo wird, immer mehr an der vorderen Epithelwand empor sich auszieht. Bei 8 Tage alten Embryonen sind die Sinneshaare zwischen die Fibrillen der M. tectoria eingewachsen und der ganze Epithelwulst vom Ganglion cochleare her neurotisiert worden. Eine dritte Entwicklungsperiode im obigen Sinne gibt es dagegen nicht. Es behält die M. tectoria ihren epithelialen Ursprung aus den freien Seiten der Stützzellen dauernd bei (Held 1909), so daß ihre ganze Unterfläche sich durch zahlreiche feine Haftfäserchen mit der Sinnesfläche verbindet [P. Meyer 1870[1])], während ihre zweite Anheftungsstelle oben an die vordere Wand des Ductus cochlearis verlagert worden ist (Abb. 84). Die freischwebende Deckmembran der meisten Abbildungen des Vogellabyrinthes beruhen auf einer künstlichen Zerreißung der Anheftungsfasern.

Auch bei dem Gehörorgan der Vögel ist jene Böttcher'sche Meinung von den Beziehungen der Sinneszellen zur Deckmembran wiederholt worden. Nach Satoh[2]) (1917) sollen die Sinneshaare direkt in die Fibrillen der M. tectoria

[1]) Meyer, P.: Études histol. sur le labyrinth membraneux et plus spécialement sur le limaçon chez les reptiles et les oiseaux. Straßburg 1870.

[2]) Satoh, N.: Der histologische Bau der Vogelschnecke und ihre Schädigung durch akustische Reize und durch Detonation. Basel 1917.

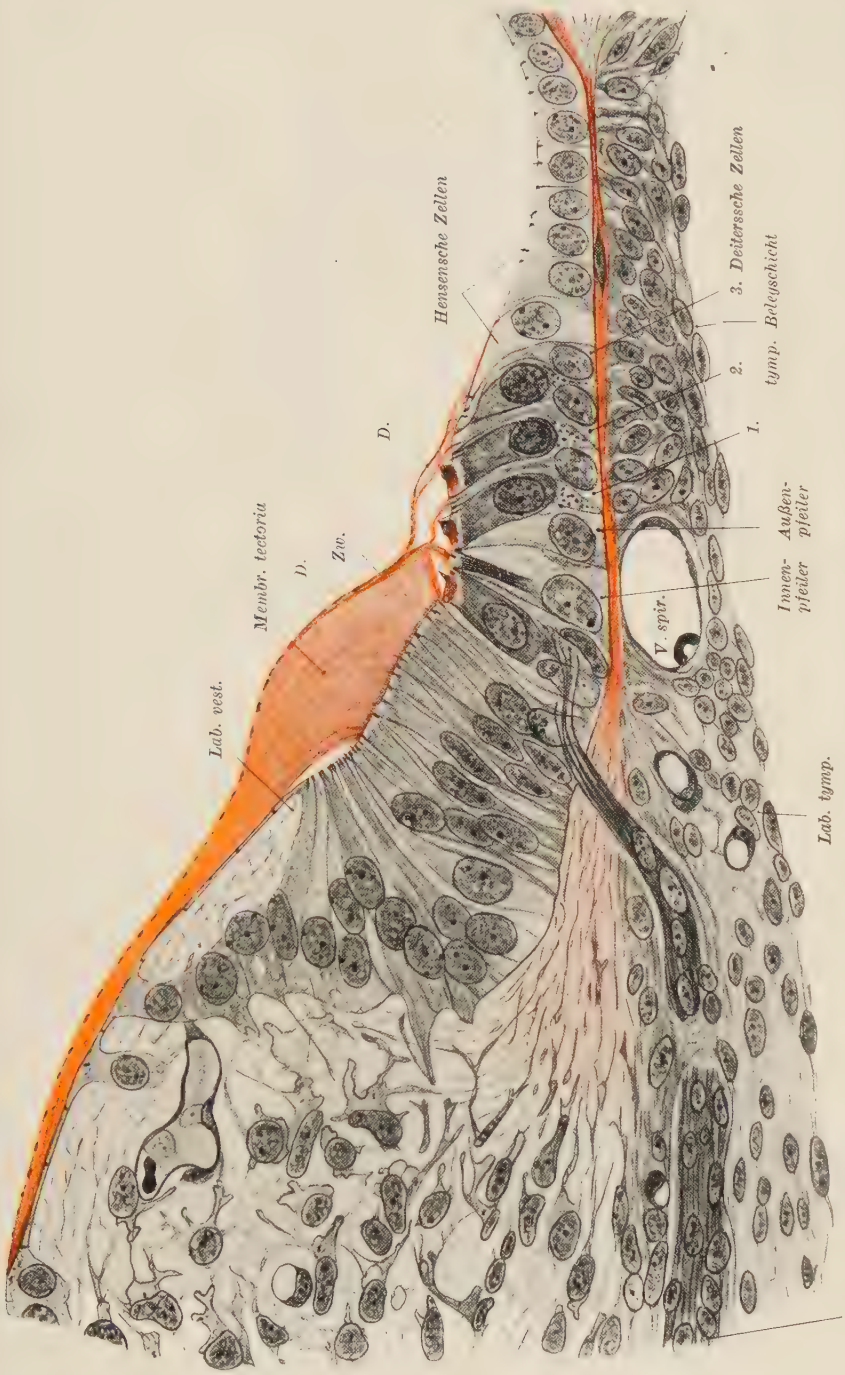


Abb. 82. Cortisches Organ. Anfang der basalen Windung vor dem runden Fenster, von demselben Foetus. Quer.

übergehen. Nach Held (1909) ziehen die Anheftungsfasern dagegen nur dicht an den Sinneshaarbündeln oder über ihre Spitzen hinweg, die ebenso wie jene der Säugetiercochlea von durchaus verschiedener Bedeutung und Beschaffenheit sind.

Entwicklung der Zellen des Cortischen Organs.

Zwei Arten von Zellen werden aus den zunächst indifferent erscheinenden Epithelzellen gesondert, *Sinneszellen* und *Stützzellen*, von welchen die Sinneszellen zuerst, und zwar in vielseitiger Weise, differenziert werden, während die Stützzellen in ihrem Protoplasma ausschließlich Stützfibrillen entstehen lassen.

Bei der Differenzierung der *Sinneszellen* sind die Produkte der freien und der basalen Seite zu unterscheiden. Durch Verdichtung des Protoplasmas entsteht in der *freien* Seite, und zwar dicht unter der Oberfläche, eine plankonvexe *Haarplatte*, aus welcher bald ein Büschel von relativ kurzen *Sinneshaaren* auswächst. An ihrem peripheren Rand liegt das *Diplosom*, welches seine *Außengeißel* dem Sinneshaarbüschel sich anschmiegen läßt. In der *basalen* Seite, welche sich inzwischen von der in Bildung begriffenen M. basilaris zurückgezogen und einen deutlich abgerundeten Pol erhalten hat, entstehen der Retziussche Körper, ein kugelförmiger Haufen besonderer Protoplasmagranulis, und das *Neuroreticulum* der Haarzelle, ein sehr zartes und eigenartiges und etwas radiär orientiertes Neurofibrillengitter (Abb. 86—88), welches sich immer mehr verbreitet, den Kern umgreift und aufwärts mit längsgerichteten Fibrillenzügen und Netzen bis zur Haarplatte sich ausdehnt (Abb. 85). Ob der Hensensche „Spiralkörper" diesem Netzwerk der freien Seite entspricht, ist fraglich. Auffällig ist der Unterschied zwischen den basalen Neurofibrillengittern der *inneren* und der *äußeren Haarzellen*. Erstere sind dichter und monotoner gebaut. Diese zeigen eine weitgehende Individualisierung, keines derselben gleicht einem zweiten, dritten usw. Auch seine Lage variiert. Bald liegt dasselbe rein basal, bald mehr seitlich und entweder axialwärts oder peripheriewärts unter dem Kern verschoben. Ein weiterer Unterschied zwischen den inneren und äußeren Haarzellen betrifft die Ausbildungszeit ihrer spezifischen Struktur. Zuerst werden die inneren Haarzellen, dann die äußeren differenziert, was für ihre Neurofibrillen, ihre Haarplatte und Sinneshaare in der gleichen Weise gilt. Fraglich bleibt, ob die spezifische Differenzierung der Sinneszelle unabhängig von der allgemeinen Neurotisation der Epithelwülste erfolgt oder nicht. Jedenfalls sind bereits spezifisch färbbare, verzweigte Hörnervenfasern sowohl bei Säugern wie bei Vögeln nachweisbar, bevor die Differenzierung der Sinneszelle manifest geworden ist.

Höchst ungleich ist endlich bei den Säugern die Verteilung der beiden Arten von Haarzellen auf die beiden Epithelwülste. Die *innere Haarzellenreihe* ist die letzte Zellreihe am Rande des großen Wulstes, dessen Zellen ja sonst den Hauptteil der Membrana tectoria zu bilden haben. Alle *äußeren Haarzellen*, gleichviel, ob sie in drei oder in mehr Reihen stehen, sind dagegen Abkömmlinge des kleinen Epithelwulstes, dessen nichtnervöse Hälfte dementsprechend nur den schmalen Randteil der Deckmembran aus sich hervorgehen läßt. Bald nachdem die intracepithelialen Endzweige des Hörnerven den basalen Pol der Sinneszelle erreicht haben, wird auch ihre *Innervation* sichergestellt, dessen Art und Weise bei beiden Arten von Sinneszellen etwas verschieden ist. Gemeinsam ist beiden nur, daß einzelne Neurofibrillen — bei den inneren Haarzellen der Maus anscheinend eine, bei den äußeren dagegen mehrere — in das Innere des Zelleibes eindringen, um in das Neurofibrillengitter überzugehen. Zum Unterschied von den *äußeren Haarzellen*, bei welchen diese *Innervationsstelle rein basal* gelegen

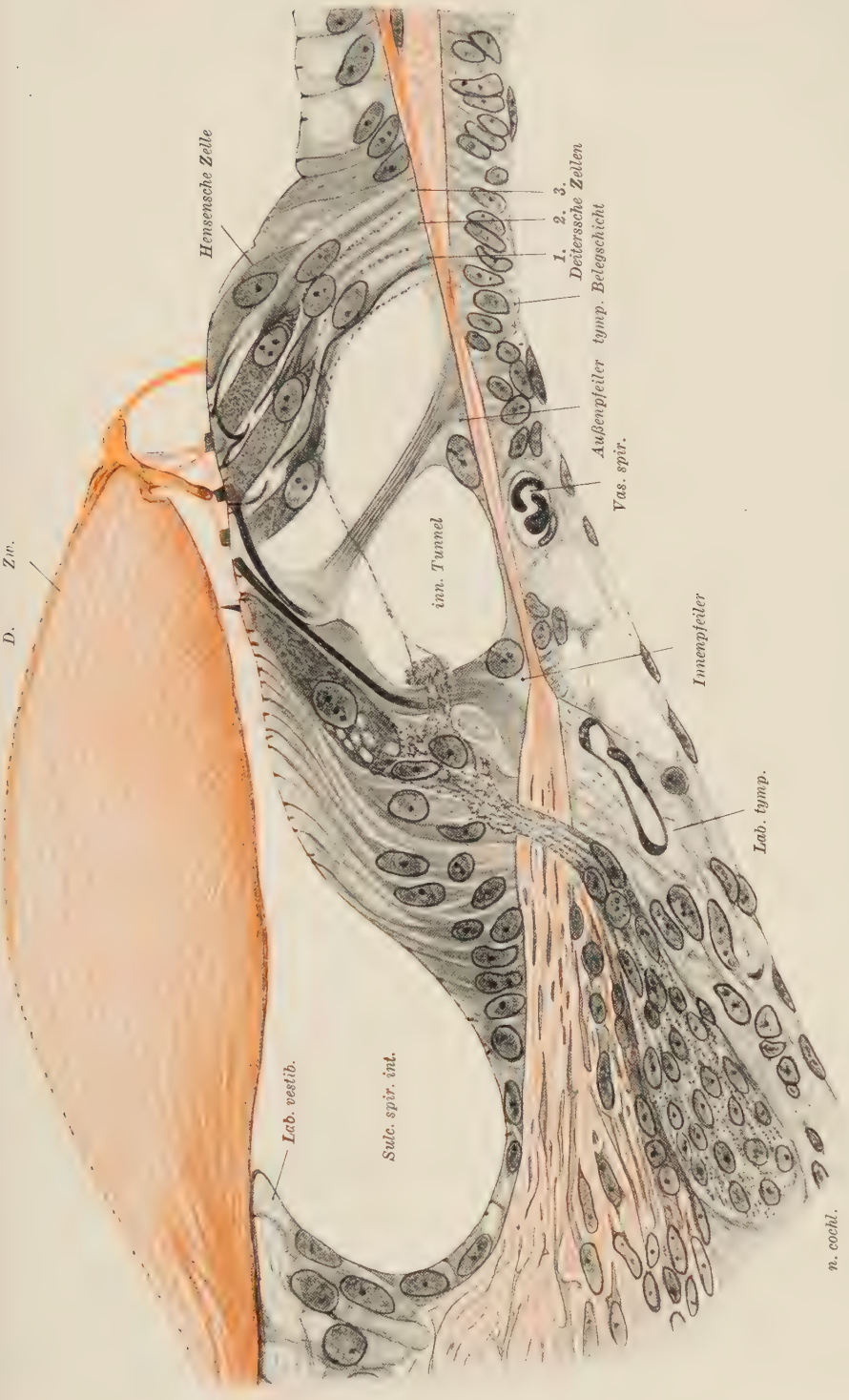


Abb. 83. Cortisches Organ. II. Windung. Kaninchen, etwa 1 Tag alt.

ist, wird die *innere Haarzelle* dagegen fast in ihrer ganzen Länge von mehrfachen neurofibrillenhaltigen Nervenfäserchen umschlossen (Abb. 85), welche dicht ihrer Außenfläche anliegen und nach London und Pesker[1]) sowie Kolmer[2]) eindringen sollen.

Was endlich die Aufzweigungsgröße des Hörnerven anbetrifft, so ist sein *Innervationsbezirk* keineswegs auf die Haarzellen allein beschränkt. Bei der Maus (auch bei der alten) dringen Nervenfäserchen in den axial von der inneren Haarzellenreihe gelegenen Epithelstreifen ein (Abb. 85), dessen Breite allerdings unsicher ist. Beim erwachsenen Vogel (Huhn, Taube) wird dagegen eine entgegengesetzt gelegene Epithelzone innerviert, und zwar die ganze Gruppe der hinteren Hyalinzellen, welche auf der für die Vogelcochlea charakteristischen hinteren Zone der Basilarmembran stehen (Abb. 97), eine höchst auffällige Einrichtung, die auf eine physiologische Besonderheit des Vogelohres hinweist.

Stützzellen. Im Gegensatz zu den Sinneszellen werden die *Stützzellen* ausschließlich von ihren *freien Seiten* sehr strukturiert. Hier entstehen, und zwar von vornherein, im Zusammenhang mit dem Schlußleistennetz, die ersten *Stützfibrillen*, um basalwärts bis zum Fuß der Epithelzelle vorzudringen, welcher mit der in Bildung begriffenen Basilarmembran verbunden ist. Zuerst differenziert sich von den Stützzellen des Cortischen Organs der an der Grenze beider Epithelwülste gelegene *Innenpfeiler* (Abb. 81, 82), dann kommt das *Außenruder* des *Außenpfeilers* an die Reihe und bald darauf der *Faserstab* seines Mittelstückes (Abb. 83). In dritter Linie bilden sich, und zwar ebenfalls von dem Schlußleistennetz der Lamina reticularis her, die *Phalangenfasern* der Deitersschen Zellen, zuletzt endlich die basalen *Stützkelche* der äußeren Haarzellen. Zusammengefaßt schreitet die Ausbildung des *Stützapparates der Sinneszellen* in radiärer Richtung, vom axialen zum peripheren Rand des Organon spirale vor. Gelegentlich werden auch noch beim Menschen die inneren Phalangen- und Grenzzellen, ja sogar einzelne Epithelzellen des Labium vestibulare, aber nur in sehr unvollkommener Weise, fibrilliert.

In der Cochlea der *Vögel* ist die Entwicklung der Stützzellen anscheinend sehr umfangreich, ob bei allen Vogelarten, ist unbekannt. Bei der *Taube* werden jedenfalls alle Stützzellen fibrillär strukturiert, so daß schließlich jenes gleichmäßig aus Sinneszellen und faserhaltigen Stützzellen zusammengemischte Bild der Papilla acustica basilaris entsteht, wie es Abb. 98 zeigt.

IV. Cochlea und Ductus cochlearis der Säuger.

In der Schnecke des *Menschen*, die hier hauptsächlich beschrieben werden soll, beginnt der *Ductus cochlearis*, ihr wichtigster Teil, unmittelbar hinter der Fußplatte des Steigbügels (Abb. 89) mit einem *Caecum vestibulare*, welches lateral von der Einmündungsstelle des vom Sacculus abgezweigten und beim Erwachsenen obliterierten [Schönemann[3]) 1906, Kraut[4]) 1910] *Ductus reuniens* gelegen

[1]) London u. Pesker: Über die Entwicklung des peripheren Nervensystems bei Säugetieren. (weißen Mäusen). Arch. f. mikr. Anat. Bd. 67. 1906.

[2]) Kolmer, W.: Histologische Studien am Labyrinth, mit besonderer Berücksichtigung des Menschen, der Affen und der Halbaffen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 74. 1909. — Kolmer, W.: Der Bau der Endapparate des Nervus octav. und deren physiologische Bedeutung. Ergebn. d. Physiol. Bd. 11. 1911. — Kolmer, W.: Zur Kenntnis des Verhaltens der Neurofibrillen in der Peripherie. Anat. Anz. Bd. 27. 1905.

[3]) Schönemann: Atlas des menschlichen Gehörorgans usw. Jena; und Schläfenbein und Schädelbasis, eine anatomisch-otriatische Studie. Basel 1906.

[4]) Kraut: Der Ductus sacculo-cochlearis bei den höheren Säugetieren und dem Menschen. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 40. 1910.

ist und sich in einer Länge auswölbt, die ungefähr der Breite der im Vorhofsfenster eingelassenen Steigbügelbasis entspricht. Hier liegt auch die geräumige *Cisterna perilymphatica vestibuli*, welche die Fußplatte des Steigbügels von

Abb. 84. *Ductus cochlearis.* Hühnerembryo, 9 Tage. Quer.

dem Caecum vestibulare, dem Anfangsteil des Ductus cochlearis, trennt und sich ihrerseits in die *Scala vestibuli* fortsetzt. Die Lage der zweiten Schneckentreppe, der *Scala tympani*, welche von der Scala tympani durch die *Lamina spiralis*

ossea getrennt wird, ist in die gleiche Abb. 89 leicht hinein zu denken. Sie würde unterhalb des Caecum vestibulare und des von hierher aufsteigenden Ductus cochlearis gelegen sein, dessen trichterförmig verjüngtes und ebenfalls blind geschlossenes Endstück, das *Caecum cupulare*, an der hinter dem Promontorium

Abb. 85. Cortisches Organ. Maus, 2 Tage. Quer.

der Paukenhöhle gelegenen Spitze der $2^1/_2$mal gewundenen Schnecke gelegen ist (Abb. 90). Etwas vor ihm liegt das *Helicotrema* (Breschet), das enge Spitzenloch der Cochlea, oberhalb von welchem der Ductus cochlearis blind endet, während durch das Helicotrema hindurch die Scala vestibuli in die Scala tympani übergeht, um alle Wellenbewegungen ihrer Perilymphe sich hierhin fortpflanzen

und alle Druckdifferenzen schließlich an der Membran des runden Schneckenfensters, der *Membr. tympani secundaria*, ausgleichen zu lassen.

Ausgekleidet sind die beiden, den *Ductus cochlearis* zwischen sich nehmenden und ihn auf seinem spiraligen Verlauf begleitenden perilymphatischen Räume von einem bindegewebigen und gefäßführenden *Endost*, dessen im allgemeinen dünne Masse sich an mehreren Stellen auffällig verdickt (Abb. 91). Die mächtigste

Abb. 86.

Abb. 87.

Abb. 88.

Abb. 85. Basales Neuroreticulum der inneren Haarzelle. Maus, $1^3/_4$ Tag.
Abb. 86. Basales Neuroreticulum der äußeren Haarzelle. Maus, $1^3/_4$ Tag.
Abb. 87. Basales Neuroreticulum der äußeren Haarzelle mit eindringenden Verbindungsfibrillen einer Hörnervenfaser.

Verdickung ist das der Lamina spiralis ossea gegenüberliegende und mit der knöchernen Schneckenkapsel fest verbundene gefäßreiche *Ligamentum spirale* (Kölliker), ein leistenartig vorspringender Ringwulst, an dessen zugeschärfter und eigentümlich heller Innenkante die *Membrana basilaris* (Claudius) inseriert (Abb. 90—91). Zwei weitere, aber mehr lippenartig geformte Wülste sind das *Labium vestibulare* und das *Labium tympanicum* (Huschke, Habenula perforata Kölliker), welche schließlich aus dem bindegewebigen Überzug der Lamina spiralis ossea hervorgehen, der ihren immer mehr sich verdünnenden äußeren

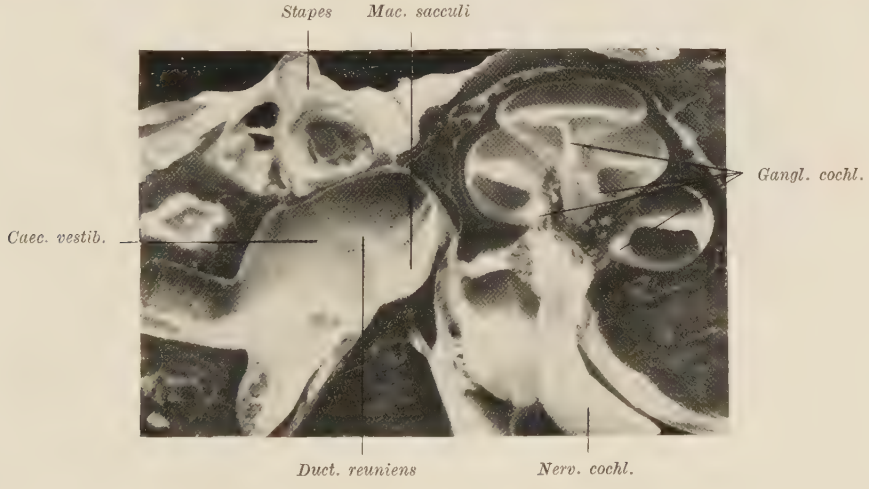


Abb. 89. *Labyrinth vom neugeborenen Menschen.*

Rand verdickt und verbreitert (*Limbus laminae spiralis* Henle) (Abb. 90, 91). In dem mehr locker gebauten Labium tympanicum liegt dann die letzte markhaltige Strecke des *Nervus cochlearis* eingeschlossen, von seinen Blutgefäßen hier begleitet. Mächtiger entwickelt und knorpelartig fester gewebt springt der Wulst des *Labium vestibulare* (Huschke, Habenula sulcata Corti) in den Ductus cochlearis hinein vor, um mit einer scharfen Kante aufzuhören, welche die Membr. tectoria bis zu ihrer Mittelzone untergreift (Abb. 91). Zwischen beiden Labien, aber schon im Bereich des Ductus cochlearis selbst gelegen, liegt dann der mit

niedrigem Epithel ausgekleidete *Sulcus spiralis internus*. Als Grenze der beiden Labien zueinander kann der Ursprung und die erste, bis zur *Habenula perforata* reichende Strecke der *Membrana basilaris* angesehen werden, welche teils an der Lamina spiralis ossea befestigt ist, teils aus der mit zahlreichen und relativ großen und reich verzweigten Bindegewebszellen durchsetzten Substanz des Limbus lam. spiralis hervorgeht. Auch das Labium vestibulare ist vascularisiert, ohne daß jedoch die Blutgefäßschlingen in seine obere und von einer fein fibrillären und fast ganz homogenisierten Grundsubstanz eingenommenen Kuppe eindringen. Seine konvexe, den ektodermalen Schneckengang verengernde Oberfläche ist von dem Epithel des Ductus cochlearis bedeckt, welches an dem mehr axialen Rand rein oberflächlich liegt, sonst aber in die bindegewebige Intercellularsubstanz des Lab. vestib. hinein in Form von getrennten radiären Zellreihen versenkt worden ist, zwischen denen das knorpelartig glänzende Bindegewebe mit kleinen zahnartig verbreiterten Leisten vorspringt (Gehörzähne Huschke, Zähne der ersten Reihe Corti)

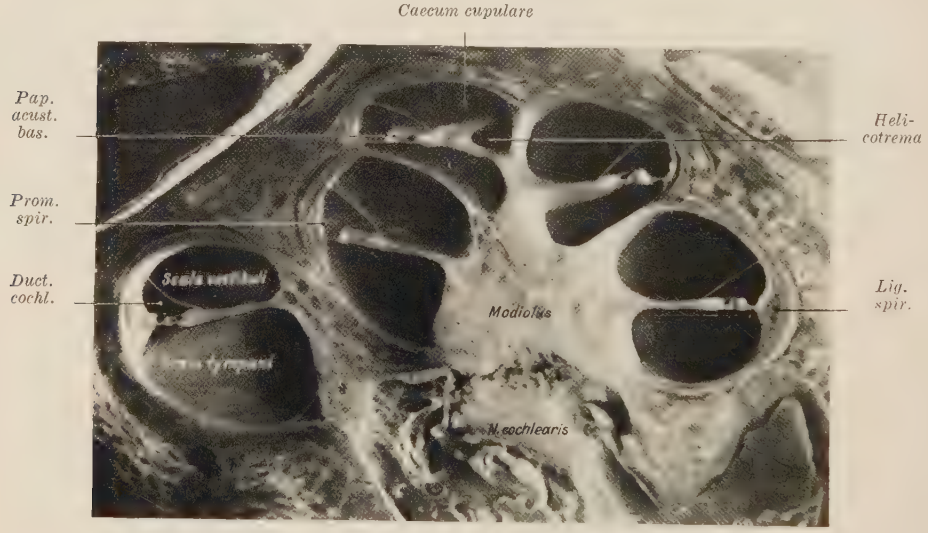


Abb. 90. *Cochlea vom erwachsenen Menschen* (41 Jahre). Axialer Längsschnitt.

Von den Wandzellen der beiden perilymphatischen Skalen zeigen auffallende histologische Besonderheiten nur die *Bindegewebszellen* des *Ligam. spirale*, welche den weitmaschig gebauten, aber vom Ansatz der Basilarmembran her mit einem straffgespannten feinen Fasernetz erfüllten *inneren* Teil einnehmen, während der *äußere* und immer breiter werdende Abschnitt kompakt gebaut ist und alle endostalen Merkmale einer in die knöcherne Schneckenkapsel selber übergehenden Bindegewebsmasse trägt. In dem inneren Teil des Lig. spir. bilden die plasmareichen Bindegewebszellen kleinere und größere Nester, welche feinkörnig granuliert und vielfach mit den Wänden der Blutgefäße verbunden sind (Abb. 91, 92). Auch diejenigen Bindegewebszellen, welche die intraepithelialen Gefäßstrecken begleiten, im besonderen die periadventitiellen des Vas prominens sind von Granulationen erfüllt.

In dem inneren Teil des Lig. spirale ist noch eine zweite Einrichtung bedeutungsvoll, die *Anheftungsstelle der Basilarmembran*. An der vorspringenden Innenleiste des Lig. spir. noch dicht zusammengedrängt, lösen sich hier ihre

Abb. 91. *Ductus cochlearis*, quer. Anfang der I. Windung. Mensch.

auseinanderstrahlenden Fasern in ein straffgespanntes und sehr weitmaschiges Reticulum auf, dessen Radiärfasern überall von queren und schrägen Verbindungsfäserchen zusammengehalten werden. Eine Ausnahme in der sonst ziemlich gleichmäßig erfolgenden Einstrahlung bildet jedoch jene bogenförmig auf-

wärts verlaufende Schicht von Basilarmembranfasern, welche dicht unter dem Epithel verläuft. Da die Ausbreitung der Schallwellen von der Steigbügelplatte her erfolgt und auf dem Wege der perilymphatischen Flüssigkeit der Scala vestibuli die Endolymphe des Ductus cochlearis ergreift, um sich erst in der Scala tympani auszugleichen, so muß dieser *subepitheliale Anheftungsstreifen* der Membr. basilaris, dessen vestibularwärts offene Konkavität oft einer gleichsinnigen Einbiegung der Reissnerschen Membran entspricht, als eine mechanisch wirksame Einrichtung aufgefaßt werden, welche jener Ausgleichung der Wellenbewegungen funktionell angepaßt ist.

Entwicklungsgeschichtlich sind die beiden Skalen der Cochlea lymphatische Räume, welche dem Subarachnoidalraum des Gehirns homolog sind. Dementsprechend wird es nicht überraschen können, daß beide Bildungen auch im erwachsenen Organismus miteinander durch den *Aquaeductus cochleae* kommunizieren, welcher am unteren Ende der Scala tympani beginnt und an der Unterseite der Felsenbeinpyramide in die betreffenden Lymphräume des Gehirns einmündet.

Modiolus. Zum Unterschied von der kompakten Schneckenkapsel ist die *Schneckenspindel* spongiös gebaut und beherbergt außer den Blutgefäßen, den Ästen der *A.* und *V. auditiva interna* den *Nervus cochlearis* samt seinem Ursprungsgebiet, dem *Ganglion cochleare* (Abb. 89, 90), welches sich aus *dineuritischen Ganglienzellen* (Abb. 93) aufbaut, deren periphere Neuriten in den radiären Nervenkanälchen der Lamina spiralis ossea zum Cortischen Organ des Ductus cochlearis hin verlaufen, während die zentralen Neuriten (links) sich zu dem im Meatus acusticus internus gelegenen Nervus cochlearis sammeln. Die knöcherne Austrittsstelle der vielen einzelnen Nervenbündel aus dem Modiolus bildet am Grund des inneren Gehörganges den nach Ausreißung des Nerven sichtbar gewordenen *Tractus spiralis foraminosus.* Die *Cochlearisganglienzellen* der Säuger sind vor denjenigen der Spinalganglien usw. dadurch ausgezeichnet, daß sie, wie es bei den sensiblen Ganglien der Fische allgemein zutrifft, von einer *Myelinscheide* umschlossen sind [Wittmaack[1]) 1906], welche mit derjenigen der beiden Fortsätze des bipolaren Zelleibes kontinuierlich zusammenhängt, ebenso wie die gliöse Zellscheide mit dem Neurilemm der beiden Neuriten.

Vom Standpunkt der Neuronenlehre aus resp. von dem sog. Gesetz der dynamischen Polarität der Nervenzelle her ist gesagt worden, daß der periphere Fortsatz eigentlich ein Dendrit und der zentrale Fortsatz der eigentliche oder wahre Neurit der Cochlearisganglienzellen sei, welcher die cellulifugalen Reizleitungsfunktionen ausübe. Einen rein morphologischen Beweis für diese Auffassung sollte dann der Befund liefern, daß die peripheren Fortsätze stärker, die zentralwärts gerichteten so dünn wie Neuriten wären. Daß diese Angabe bei den meisten Ganglienzellen des Schneckennerven nicht zutrifft, zeigt die Abb. 93. Und da außerdem beide Fortsätze, wie die Nervenfasern überhaupt, eine Myelinscheide und ein Neurilemm besitzen, so ist es sachlicher, die Ursprungsganglienzelle des Nerv. cochlearis als eine *dineuritische Ganglienzelle* zu definieren.

Querschnittsbild des Ductus cochlearis der Säuger.

Zur genauen Orientierung über die Wände des Ductus cochlearis und ihre vielen Besonderheiten ist die Abb. 91 beigegeben worden, welche den Querschnitt

[1]) Wittmaack, K.: Zur Kenntnis der Cuticulargebilde des inneren Ohres, mit besonderer Berücksichtigung der Lage der Cortischen Membran. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. N. F. Bd. 48. 1918. — Über die Beziehungen der Sinneshaare zur Cortischen Membran. Arch. f. Ohren-, Nasen u. Kehlkopfheilk. Bd. 7, S. 4. 1924. — Über Markscheidendarstellung und den Nachweis von Markhüllen der Ganglienzellen im Acusticus. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 61. 1906.

der Basalwindung des Menschen bei mikroskopischer Betrachtung wiedergibt, dessen allgemeine Einordnung in den gröberen Bau der Schnecke die Abb. 90 auf einem axialen Schnittbild bei Lupenvergrößerung festgehalten hat. 3 Wände zeigt der dreiseitige Ductus cochlearis, welche der gewählten Aufstellung der Schnecke auf einer am Meatus acusticus internus angelegten Basis nach als *obere*, *äußere* und *untere* unterschieden werden. Von diesen 3 Wänden ist die obere Wand am dünnsten, die äußere an der Schneckenkapsel gelegene am festesten und die untere Wand am kompliziertesten gebaut. Sie trägt das Cortische Organ, die Papilla acustica basilaris.

Die *obere* Wand (*Membrana vestibularis*, *Reissnersche Membran*) trennt den Schneckengang von der Scala vestibuli, in welcher von der Steigbügelplatte her zunächst sich die Schallwellen ausbreiten. Sie ist keine rein bindegewebige Haut, sondern in der Hauptsache eine einschichtige Epithellamelle (Abb. 94),

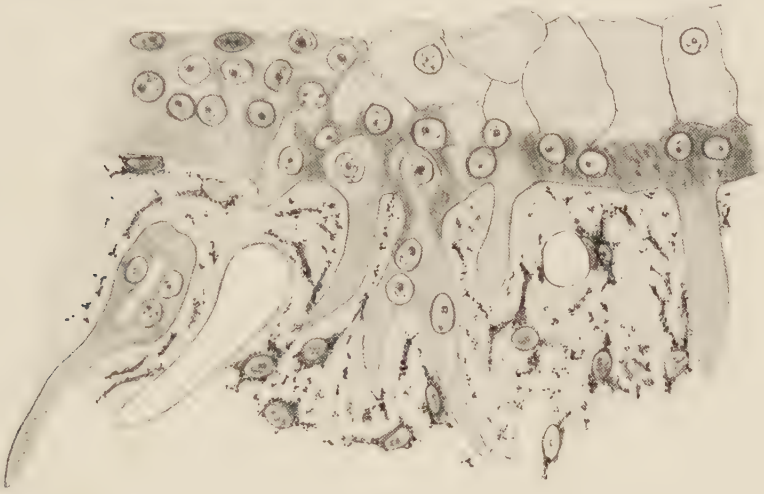


Abb. 92. *Lig. spirale.* Parallelschnitt zur Basilarmembran. Mensch.

welche aus ungleich großen, polygonalen und oft länglich ausgezogenen Plattenepithelzellen zusammengesetzt ist, die ein granuliertes und pigmentiertes Protoplasma führen und zu „Wirbeln angeordnet" kleine „rundliche oder traubenförmige Vorsprünge" (Retzius) bilden, welche normalerweise in allen Windungen vorkommen. Auf der vestibulären Seite sind sie von einem äußerst schwachen und meistens gefäßfreien Bindegewebshäutchen, einer Fortsetzung des Endostes der Scala vestib., überzogen, welches stellenweise endothelartig zusammengesetzt und nach Gottstein [1]) (1871) durch eine homogene Substanz von dem Epithel getrennt ist. Bei Schaf und Rind breiten sich auch noch Blutgefäße hier aus (Kölliker 1861). Die *äußere* Wand, leicht konkav in die obere Hälfte des Ligam. spirale eingebettet, ist, kurz gesagt, die *Gefäßwand* des Ductus cochlearis, welche die Produktion der Endolymphe zu besorgen hat. Im Gegensatz zur Membr. vestib. ist das Epithel kräftig entwickelt, eigentümlich geschichtet und stark gehöckert, entsprechend den vom Ligam. spirale her eingedrungenen Blutgefäßen. Der stärkste Vorsprung heißt *Prominentia spiralis*, sein Blutgefäß *Vas prominens;* dann folgen ein ebener Epithelbezirk und weiter aufwärts die

[1]) Gottstein, J.: Über den feineren Bau und die Entwicklung der Gehörschnecke beim Menschen und den Säugetieren. Bonn 1871.

Stria vascularis, dessen Epithel durch besonders reich eingedrungene Blutgefäße ausgebuckelt worden ist. Nach Retzius sollen beide Anteile, der epitheliale und der gefäßführende bindegewebige, miteinander unentwirrbar vermischt sein. Ich sehe beide deutlich durch eine feine Basalmembran geschieden und auch die Blutgefäße überall von einer solchen umhüllt, zu welcher bei dem Vas prominens noch protoplasmatische und verästelte Bindegewebszellen hinzukommen, welche granuliert, evtl. pigmentiert sind.

Die Epithelzellen, welche in atypischer Weise geschichtet und oft granuliert sind — nur über dem Vas prominens ist meistens eine einfache und dünnere Zellage vorhanden —, sind sehr vielgestaltig, länglich oder flach und mit zackigen Fortsätzen versehen, die durcheinandergreifen, eine Eigentümlichkeit, die an keiner Stelle des Körpers wiederkehrt und hier auf die eingedrungenen intraepithelialen Blutgefäße zurückzuführen ist. Eine weitere Besonderheit sind lange Basalfortsätze, welche von den Epithelzellen, besonders unterhalb des Vas prominens, abgezweigt werden und sich seiner Gefäßwand anlegen, eine Einrichtung, die von Böttcher bei der Katze gefunden und wohl bei allen Säugetieren, einschließlich des Menschen, ausgeprägt ist. Sie hängen mit den entgegengestreckten Fortsätzen der Bindegewebszellen zusammen, was Prenant [1]) (1892) bestritten, Retzius (1893) jedoch, mit dem ich übereinstimme, auf das bestimmteste versichert. Prenant, der auch Epithelkerne in ihnen gefunden, möchte ihnen die Bedeutung von Muskelzellen beilegen, Retzius nur die Funktion der Verankerung. Shambaugh [2]) (1908) hat in diesen in die Tiefe versenkten und lang ausgestreckten Epithelzellen helle sekretartige Substanzen gefunden, weshalb er sie für Drüsen angesprochen, die auf der Oberfläche des Ligamentum spirale ausmünden und Anteile der Endolymphe produzieren sollen. Myofibrillen habe ich in diesen fraglichen Bildungen niemals gefunden, wohl aber solche Produkte, wie sie Shambaugh beschrieben hat. Auffällig ist jedenfalls das helle vakuolisierte Protoplasma dieser Gebilde, der Basalfortsätze wie der Zelleiber selber (Abb. 92).

Nicht nur in der Differenzierung des Epithels, auch in der Ausgestaltung der bindegewebigen Unterlage ist die *untere* oder *tympanale* Wand die komplizierteste. Sie zeigt einen Reichtum von Besonderheiten, der sich schon darin verrät, daß eine ganze Reihe von verschiedenartigen Zonen in radiärer Richtung aufeinanderfolgt, die sich zwar nicht ganz genau decken, aber eine weitgehende Beziehung erkennen lassen.

Was zunächst die *bindegewebige Unterlage* anbetrifft, so ist sie in mehrere Bezirke gegliedert. In der Richtung von innen nach außen folgen der *Limbus laminae spiralis*, eine periostale Verbreiterung der Lamina spiralis ossea, dann die beiden lippenartigen Wülste, das *Labium vestibulare* und *tympanicum*, und endlich als dritter und wichtigster Bezirk die *Membrana basilaris*, welche in gerader Verlängerung der Lamina spiralis zwischen dem Limbus und der Innenkante des Ligam. spirale straff ausgespannt ist und, abgesehen vom Limbusursprung, zwei Zonen aufweist, die *Zona arcuata* und die *Zona pectinata* (Abb. 91). Erstere, welche die dünnere ist, reicht von der *Habenula perforata* bis zum Basalkegel des *Außenpfeilers*, letztere von hier bis zum Ansatz am Ligamentum spirale (Abb. 101, 108), beide von einer lockeren Bindegewebsschicht, der *tympanalen*

[1]) Prenant, Recherches sur la paroi ext. du limaçon des mammiféres et spécialement sur la Stria vasculaire. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 9. 1892.

[2]) Shambaugh, G. E.: Bau und Funkion des Epithels im Sulc. spir. ext. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 58. 1908. — Shambaugh, G. E.: Die Membr. tectoria und die Theorie der Tonempfindung. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 39. 1909. — Das Verhältnis zwischen der Membr. tectoria und dem Cortischen Organ. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 62. 1910/11.

Belegschicht, unterpolstert, welche aus spindelförmigen Bindegewebszellen und ihren spärlichen Fasern zusammengesetzt ist, die nicht wie bei der Membrana basilaris radiär, sondern senkrecht zu ihr verlaufen und dicht unterhalb der Zona arcuata den Verlauf eines Blutgefäßes, des *Vas spirale*, begleiten.

Diesen bindegewebigen Abschnitten entsprechen nun, wenn auch etwas verschoben, gewisse *Epithelbezirke*. Auf dem *Labium vestibulare* steht ein kubisches und dann zylindrisches Epithel, welches zwischen den Gehörzähnen reihenmäßig versenkt liegt und die innere Zone der *Membrana tectoria* festhält und ernährt, um von dem zugeschärften Rande des Labium vest. an zu dem niedrigen Epithel sich abzuflachen, welches den *Sulcus spiralis internus* auskleidet und bis zur *Habenula perforata* reicht. Dann erhebt sich über der Membrana basilaris, und zwar über der ganzen Zona arcuata und der größeren inneren Hälfte der Zona pectinata das hohe und spezifisch differenzierte Epithel der *Papilla acustica basilaris* oder des Cortischen Organs, der Querschnitt eines schmalen, ungefähr 33,5 mm langen Spiralwulstes, der am Anfang des Ductus cochl. 0,057 mm, am

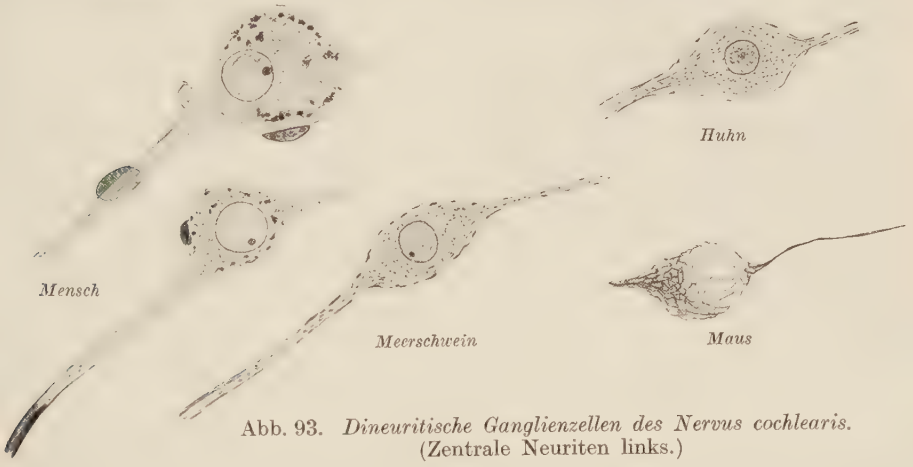


Abb. 93. *Dineuritische Ganglienzellen des Nervus cochlearis.* (Zentrale Neuriten links.)

Helicotrema 0,19 mm breit ist und 0,06—0,09 mm hoch ansteigt (Retzius). Als letzter Abschnitt folgt das *niedrige und helle Zylinderepithel*, welches bis zum *Sulcus spiralis externus* und bis zum unteren Abhang der *Prominentia* reicht, an welchem das dunkler gefärbte Epithel der äußeren Wand beginnt.

Bau der Membrana basilaris (Claudius).

Auf senkrechten Durchschnitten (Abb. 108) zeigt die eigentliche Basilarmembran des Menschen 3 Schichten, zwei *homogene Grenzschichten* und eine zwischen ihnen liegende *mittlere Faserschicht*. Die *obere homogene Grenzschicht* ist eine Art von Basalmembran für das Cortische Organ. Die *untere homogene Grenzschicht* schließt die Faserschicht von der tympanalen Belegschicht ab, die der Spitzenwindung zu (Abb. 111) dünner wird. Stellenweise kommen in der unteren Grenzschicht Bindegewebszellen mit länglichen Kernen vor, welche ebenso wie die Faserschicht radiär gerichtet sind (Abb. 111) und von der Bildungszeit her diese Stellung behalten haben.

Die mittlere Schicht, die *Faserschicht*, ist die wichtigste. An sie knüpfen sich seit Hensen und Helmholtz alle jene theoretischen Vorstellungen von saitenartig gespannten und abgestimmten Resonatoren im Gehörorgan. Und sehr bemerkenswert ist, daß ihre beiden Zonen eine erhebliche Strukturdifferenz

aufweisen. Übereinstimmend werden von allen Beobachtern die Fasern der *Zona arcuata* als äußerst fein, die der *Zona pectinata* als viel gröber beschrieben (Abb. 101). Es kommt hinzu, daß die Fäserchen der ersten Schicht in einer konsistenteren und dunkler färbbaren Zwischensubstanz liegen — auf der Abb. 101 ist dies zum Unterschied von den vielen Literaturangaben ganz besonders ausgeprägt —, welche die ganze Zone fast zu einer einheitlichen Masse ausgestaltet, während die Fasern der Zona pectinata durch eine helle Zwischensubstanz scharf voneinander getrennt sind, so daß man ihre Abstände und gelegentlichen schrägen Verbindungsfäden sehr deutlich erkennen kann. Die Fasern der Zona pectinata sind frisch untersucht nur weich, im konservierten Präparat eigentümlich starr und ihrem feineren Verhalten nach weder mit den kollagenen noch mit den elastischen Fasern völlig zu identifizieren. Essigsäure quillt sie auf und löst sie. In dicker Schicht geprüft erweisen sie sich in ihrer Faserrichtung als positiv doppelbrechend (v. Ebner). Ihre Anordnung ist weiterhin dadurch ausgezeichnet, daß sie bald in gleichen Abständen, bald zu einem engeren Bündel von 3—4 Fasern vereinigt aufeinander in abwechselnder Weise folgen (Retzius). Auf 1 mm kommen nach Retzius 680 Fasern, so daß die ganze Basilarmembran, welche 33,5 mm lang ist, ca. 24 000 Einzelfasern in ihrer Zona pectinata enthalten würde, welche die Resonatorentheorie als eine Reihe von „Gehörsaiten" anspricht, deren Länge von der Basis bis zur Spitze der Cochlea kontinuierlich zunimmt. Die Länge der „Gehörsaiten" beträgt bei der abgebildeten Schnecke (Abb. 90) in der Basalwindung 128 μ, in der Mittelwindung 192 μ und in der Spitzenwindung am Helicotrema 352 μ (die Maße von Retzius sind 135, 220, 234 μ). Die kürzesten „Gehörsaiten" habe ich in der Schnecke eines 21jährigen Menschen gemessen; sie waren gegenüber der Fenestra cochleae und an einer Stelle ungefähr, wo die ersten Haarzellen auftraten, 64 μ lang. Was die *Breite der ganzen Membran* anbetrifft, so betrug sie hier 80 μ. Für die 3 Windungen der 41jährigen Schnecke (Abb. 90) sind die Maße 176 μ (Basalwindung), 304 μ (Mittelwindung) und 480 μ (Spitzenwindung). Die größten Maßdifferenzen hat Hensen gefunden, für den untersten Anfang 41, 25 μ und für das letzte Ende der Basilarmembran oben am Hamulus 495 μ.

Abb. 94. *Epithel der* Reissnerschen *Membran.* Flächenbild. Mensch.

Von Bedeutung endlich ist noch eine *Hemmungsbildung* der Membr. basilaris. Ihre *Zona pectinata* kann am Anfang wie am Ende des Ductus cochlearis vollständig fehlen, wie bei der sonst ganz normalen Schnecke des 41jährigen Menschen. An ihrer Stelle sind nur langkernige Bildungszellen vorhanden, zwischen denen alle straffen Fasern fehlen. Für die Theorie des Gehörorgans würde dieser Befund wichtig werden können, wenn man wüßte, ob die Tonreihe eines solchen Menschen nach unten wie nach oben hin verkürzt gewesen.

Der auffälligste Unterschied zwischen der menschlichen und der tierischen Membran ist wohl dieser, daß wie bei Katze und Kaninchen nicht eine einzige, sondern 2 Faserschichten ausgebildet sind, die durch eine homogene Substanz getrennt werden.

V. Cochlea und Ductus cochlearis der Vögel.

Rein äußerlich betrachtet scheint die Cochlea der Vögel, welche zuerst Casserius (1610) kurz abgebildet und beschrieben hat, derjenigen der Säuger recht unähnlich zu sein. Perrault nennt sie jedenfalls einen kurzen Sack, der vom Labyrinth mit seinen 3 Kanälen ausgeht und nicht spiralig gedreht ist. Später ist von Treviranus[1]) (1825) die anscheinend ganz ungegliederte Schnecke auf Grund eines äußerlichen Merkmals eingeteilt worden. Er hat das untere erweiterte Ende als „Schneckenflasche" (Lagena) unterschieden, eine Beobachtung welche grundlegend werden sollte. Spätere Untersuchungen haben dann gezeigt, daß die Vogelschnecke doch nicht so vollkommen unähnlich der Säugercochlea ist. Bei genauerer Betrachtung wurden auch an ihr Biegungen und Krümmungen gefunden, zuerst von Breschet (1833), welcher an den hauptsächlich verschieden langen und großen Schnecken der einzelnen Vogelarten auch eine schwache Einbiegung feststellte. Die genaueste Beschreibung rührt von Hasse (1867) her, der zwei schwache konkave Krümmungen, eine der Schädelhöhle zu und eine nach unten gerichtete, sowie eine spiralige Längsdrehung der ganzen Schnecke von ungefähr $^1/_2$ Windung unterschied. Hasse war es auch, der die heutige Einteilung der ganzen Vogelcochlea begründet hat, indem er der *Lagena* den ganzen übrigen Teil als *Pars basilaris* gegenüberstellte.

Allmählich wurde die *innere Gliederung* der Vogelcochlea von Scarpa, Cuvier[2]) (1800), Treviranus (1825), Windischmann[3]) (1831) und am weitestgehenden wiederum von Hasse aufgeklärt, welcher, wie schon vor ihm Kölliker, auf Grund wichtiger Einzelbefunde von Hannover (1842), Leydig (1857) und Deiters (1860) und gestützt auf eigene neue Untersuchungen einen weitgehenden Vergleich der Grundeinrichtungen der Vogelschnecke und Säugerschnecke durchgeführt hat, welcher heute in vollem Umfange zu Recht besteht. Einem solchen Vergleich entspricht die Übersichtsabbildung 95, welche den die Cochlea enthaltenden Teil des Ohrlabyrinths vom erwachsenen Huhn wiedergibt. Sie zeigt den Querschnitt des *Ductus cochlearis*, die oberhalb von ihm gelegene und durch das *Tegmentum vasculosum* (einer Vereinigung von *Stria vascularis* und Reissnerscher Membran) getrennte *Scala vestibuli* und weiterhin die zweite Schneckentreppe, die *Scala tympani*, (Cuvier), welche unterhalb der in einem Knorpelrahmen ausgespannten *Membrana basilaris* (Deiters) verläuft und hier so günstig angeschnitten ist, daß sie bis zur *Fenestra cochleae* verfolgt werden kann, welche durch die an ihrer Paukenhöhlenseite mit Schleimhaut überzogene *Membrana tympani secundaria* verschlossen ist. In der *Paukenhöhle* selbst ist die *Columella* angeschnitten, deren der Basis des Steigbügels vergleichbare Fußplatte ebenfalls durch ein bewegliches Ringband in dem ovalen Labyrinthfenster befestigt ist. Wenn die Columella, die an dem entgegengesetzten Ende mit dem Trommelfell verbunden ist, die Schallwellen auf die Endolymphe der Scala vestibuli überträgt, so wird auch hier ihre Übertragung auf den Ductus cochlearis mit seiner die *Papilla acustica basilaris* letzten Endes tragenden Basilarmembran geschehen müssen, welche die Schwingungen an die Endolymphe der Scala tympani weitergibt, wo sie schließlich an der sich aus- und einwölbenden Membrana tympani secundaria ausgeglichen werden müssen.

Der *Knorpelrahmen* hat *zwei Längsschenkel*, einen *vorderen* viereckig geformten, welcher, der Lamina spiralis der Säugetierschnecke vergleichbar, den Hör-

[1]) Treviranus, G. R.: Über den inneren Bau der Schnecke des Ohres der Vögel. Zeitschr. f. Physiol. Bd. 1, S. 2. 1825.

[2]) Cuvier, G.: Leçons d'anatomie compare. 1800.

[3]) Windischmann, C. J. H.: De penitiori auris in amphibiis strutura. Lipsiae 1831.

nerven zu dem Sinnesepithel der Papilla acustica basilaris gelangen läßt und deshalb auch der *Nervenschenkel* heißt, und einen *hinteren dreieckigen Schenkel.* Unterhalb des Nervenschenkels, welcher der Lamina spiralis entspräche, liegt dann — und diese Stelle würde dem Modiolus homolog sein — in einem mit der Scala tympani kommunizierenden Lymphraum eingelassen das *Ganglion cochleare* mit seinen bipolaren Ganglienzellen, deren zentrale Neuriten sich zu dem dem Nervus cochlearis entsprechenden *Ramus basilaris* des Nerv. acusticus sammeln. Ein Helicotrema besitzt die Cochlea der Vögel nicht; aber es entspricht ihr eine an dem blinden Ende der Cochlea, der *Lagena*, gelegene Stelle, an welcher der Knorpelrahmen hakenförmig umbiegt und zwischen sich und der knöchernen Labyrinthkapsel einen etwas komplizierter gestalteten, von einem Bindegewebsgerüst durchzogenen perilymphatischen Engpaß freiläßt, durch welchen beide Skalen ihre Endolymphe zusammenfließen lassen.

Der *hintere dreieckige Schenkel des Knorpelrahmens* entspricht dem Ligamentum spirale der Säugercochlea; an ihn setzt sich nicht nur die Basilarmembra an, sondern es dringen auch jene Blutgefäße ein, welche so wie dort bei den Säugern die Stria vascularis, hier das *Tegmentum vasculosum* versorgen, dessen Gefäßapparat außerdem mit demjenigen des vorderen Knorpelschenkels zusammenhängt.

Querschnittsbild des Ductus cochlearis der Vögel.

Nachdem Scarpa und Cuvier (1800) die beiden Schneckentreppen gefunden und letzterer im besonderen nachgewiesen hatte, daß nicht nur die beiden Knorpelplättchen allein, sondern noch eine zwischen ihnen ausgespannte dünne Membran die trennende Wand der beiden Skalen bilden, zeigte Treviranus (1815), daß zwei feine und mitunter gekräuselte „Gehörblätter" sich jederseits vor den Knorpelstreifen emporwölben, die aber in der Mitte getrennt bleiben, und daß weiterhin der Schneckennerv, nachdem er den Knorpelzwischenraum passiert hat, sich in zarte Zweige auflöst, welche das hintere Gehörblatt versorgen — eine noch weit von der Wahrheit entfernte Erkenntnis. Da zeigte Windischmann (1831), daß der Hörnerv gar nicht den Knorpelspalt passiert, sondern sich auf der ihn verschließenden Membran, einem Homologon der Lamina spiralis der Säuger, ausbreitet. Die „Gehörblätter" bedeuteten etwas ganz anderes, eine von zahlreichen Blutgefäßen durchzogene *Membrana vasculosa*, welche von den bogenförmig sich vereinigenden „Gehörblättern" gebildet würden und zusammen mit der in den Knorpel ausgespannten Membran einen *besonderen Hohlraum* begrenzten. Damit war der wichtigste Teil der Vogelschnecke entdeckt, den später Hasse (1867) und in scharfem Gegensatz zu den kurz vorher veröffentlichten Untersuchungen von Deiters (1860) als *Canalis cochlearis* gewürdigt und bezeichnet hat. Es ist eine irrtümliche Darstellung von Satoh (1917), wenn er schreibt: „Deiters hat festgestellt, daß das Tegmentum vasculosum nicht nur der Membrana Reissneri, sondern auch der Stria vascularis der Säugetiere entspricht. Hasse, Retzius und Denker u. a. stimmen mit ihm überein." Deiters hat von der Membrana Reissneri nichts wissen wollen, die Membr. vasculosa nur mit der Stria homologisiert und den Canalis cochlearis vollständig verkannt.

Als Wände des *Canalis* oder *Ductus cochlearis* (Abb. 95, 96, 97) sind nun zu unterscheiden die gewölbte *obere* oder *vestibulare* Wand, das *Tegmentum vasculosum* (Deiters), welches auch in die hintere Wand übergeht und noch die vordere zum großen Teile aufbaut, sowie die in gerader Richtung ausgespannte *untere* oder *tympanale* Wand, an welcher die *Membrana basilaris* (Deiters) einen besonderen Anteil hat. Die vestibulare Wand ist kurz gesagt die Gefäß-

wand, und sie entspricht nach Hasse der Reissnerschen Membran samt der Stria vascularis der Säugetierschnecke. Die tympanale Wand enthält die Sinnesfläche, die *Papilla acustica basilaris*, das Homologon des Cortischen Organs.

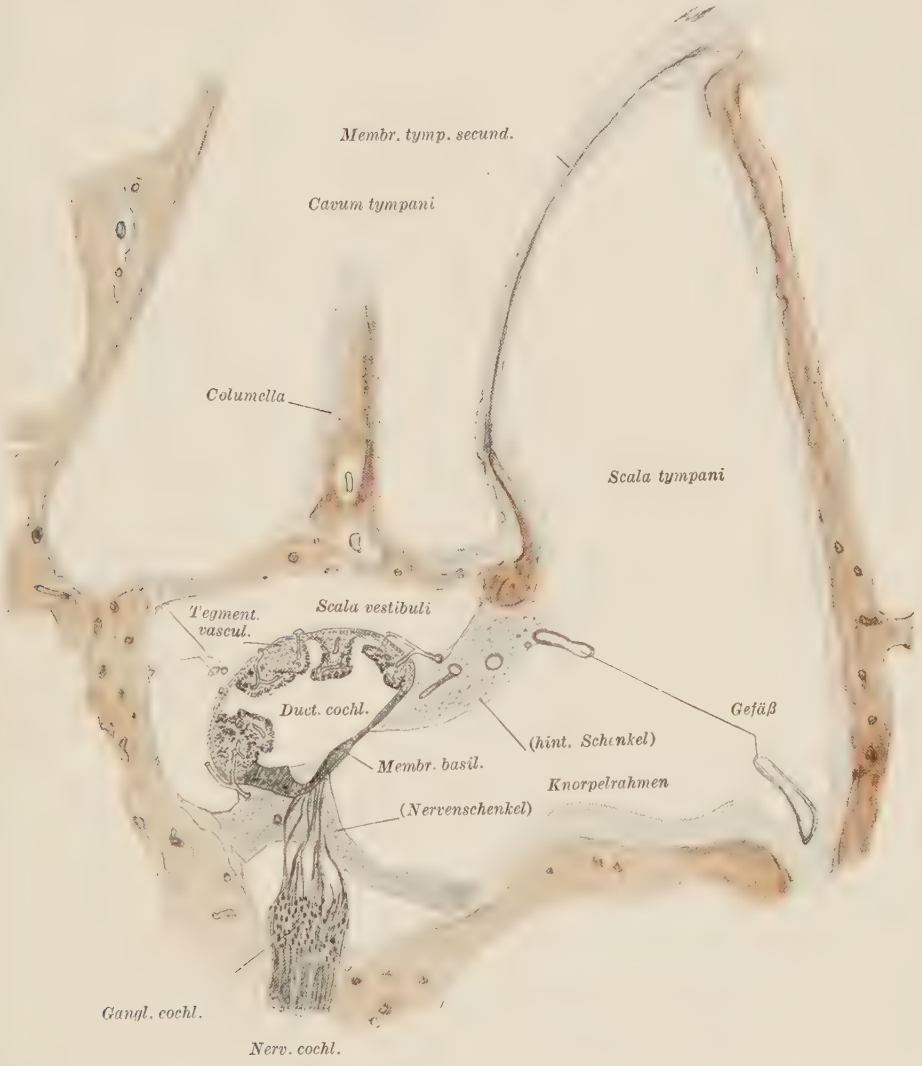


Abb. 95. Querschnitt durch die *Cochlea und die Paukenhöhle vom erwachsenen Huhn.*

Vestibulare Wand. Der rein *bindegewebige* Anteil der oberen Wand ist gering, eine nur zarte flächenhafte Fortsetzung der fast endothelartig begrenzten Auskleidung der Scala vestibuli, an welcher stellenweise feine Bindegewebsstränge inserieren, die durch den Raum der Scala vestibuli hindurch hier und da ausgespannt sind, dort wo die Blutgefäße sich an der Außenfläche des hauptsächlich epithelialen Tegmentum vasculosum sammeln, um in das Epithel einzudringen, welches sie dann mit zahlreichen Schlingen durchziehen und mit mehr oder minder starken Höckern und Querfalten vorwölben, die in den Ductus cochlearis hinein vorspringen und, wie in der Abb. 95 der Fall, bei Querschnitten vielfach flach

getroffen sind. Eine größere gefäßfreie Strecke, welche mehr der Reissnerschen Membran gleichen würde, existiert in der Vogelschnecke bis auf einen kleinen der Lagena zu liegenden Bezirk nicht.

Ob das *Epithel* (Abb. 96), die Hauptmasse des Tegmentum vasculosum, einschichtig oder mehrschichtig ist, kann nicht überall entschieden werden, weil die vielen Flach- oder Schiefschnitte es zu beurteilen verhindern. Sind die hängenden Querfalten genau senkrecht durchschnitten, so ist es einschichtig gebaut und aus *zwei Arten* von Zellen in einfachster Weise zusammengesetzt, welche Deiters als „periphere" und „zentrale" unterschieden hat. Erstere sollen „rund hyalin" und großkernig sein, letztere polygonal, durch Ausläufer verbunden, granuliert „gelblich". Hasse faßt diesen Unterschied als unwesentlich auf, weil alle Zellen granuliert sind, am meisten nur die an den Übergangsstellen der Querfalten sitzenden. Retzius und Satoh stimmen dagegen Deiters zu, ebenso wie die Abb. 96, welche die Art und die Lagerung beider Zellarten, der *hellen Zylinderzellen* und der *granulierten* Zellen, scharf erkennen lassen. Die hellen polygonalen Zylinderzellen reichen durch die Dicke des Epithels hindurch und begrenzen mit ihren Fußflächen röhrenartig den von zarten adventitiellen Zellen begleiteten Lauf der Gefäße. Die granulierten Epithelzellen dagegen reichen nur gelegentlich, wenn sie sehr groß geworden sind, bis an den Gefäßapparat heran. Sie können sich auch gegenseitig aus einem solchen Grund berühren. Immer aber sind sie getrennt voneinander durch die sich einschiebenden hellen und an solchen Stellen stark eingebuchteten Zylinderzellen, die also für sich betrachtet verschieden große Mulden bilden würden für die Einlagerung der granulierten Zellen. So erklären sich die „Zwischenspalten" der „starkkörnigen Epithelzellen", die Retzius beschrieben hat und Satoh nur als „postmortale" Artefakte gelten lassen will. Gelegentlich sind auch die Zylinderzellen partiell granuliert oder pigmentiert, und zwar in ihren freien oder in ihren basalen Seiten. Die freie Seite ist sonst durch eine verdichtete Protoplasmaplatte ausgezeichnet und durch ein mit einer Außengeißel versehenes Diplosom.

Die auffälligsten Epithelien sind entschieden die stark granulierten Zellen, welche Hasse sehr zutreffend als „flaschenförmige" bezeichnete. Auf meinen Präparaten haben sie einen rundlich ausgebuchteten oder sternförmig und zackig gestalteten oder mit gegenseitig anastomosierenden Fortsätzen versehenen Zelleib, der stark granuliert und pigmentiert ist und sich etwas oberhalb des Kernes in einen flaschenartig verjüngten und dann sich wieder verbreiternden Halsteil auszieht, der eine homogene oder leicht vakuolisierte *sekretartige* Substanz enthält, die am Kernumfang beginnt und bis zur Oberfläche sich erstreckt. Auch die Flaschenzellen führen ein Diplosom mit Außengeißel. Das Schlußleistenbild beider Zellarten, in dem die granulierten Flaschenzellen die rundlich kleinen und infolge der Sekretsubstanz dunkler gefärbten Felder einnehmen, zeigt die Abb. 96 am rechten Rand.

Nach unten, den beiden Knorpelschenkeln zu, nehmen die Pigmentzellen des Tegmentum vasculosum ab, um den hellen Zylinderzellen Platz zu machen.

Auf sie folgt, an der vorderen wie hinteren Wand, eine neue Art von Epithelzellen, die durch ein *homogenes Protoplasma* ausgezeichnet sind (Deiters, Hasse, Retzius). Niedrig sind sie auf dem hinteren Knorpelschenkel; auf dem vorderen Knorpelschenkel bilden sie hohe Zylinderepithelien, an welchen die *Membrana tectoria* mit ihrer vorderen schmalen Fläche angeheftet ist, in deren Substanz sie lange schmale Fortsätze aus ihren freien Seiten hineinschicken. Satoh hat diese Ansatzzellen der Deckmembran kurz als Homogenzellen bezeichnet und gemeint, daß sie „noch von keinem früheren Forscher beschrieben worden". Nun, Deiters hat sie bereits beschrieben und „zylindrische Körper", Hasse

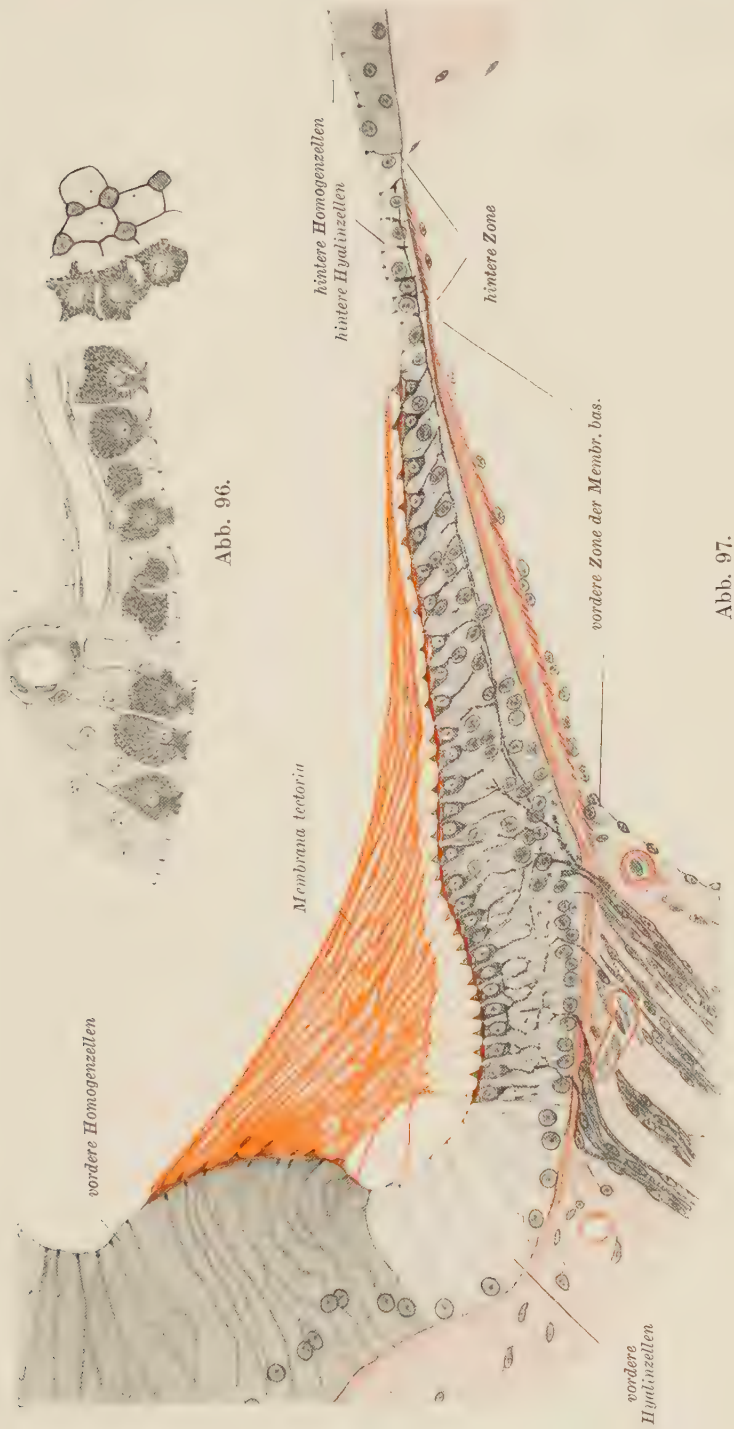


Abb. 96. Abb. 97.

Abb. 96. *Tegmentum vasculosum.* Erwachsenes Huhn; quer und (rechts) flach geschnitten.

Abb. 97. *Pap. acustica basilaris.* Erwachsenes Huhn. Quer.

„Zahnzellen" genannt. Sie entsprechen in der Tat den zwischen den Gehörzähnen der Säugerschnecke gelegenen und in die Tiefe versenkten Epithelien des Labium vestibulare. Auch die entsprechende Zellgruppe des hinteren Knorpelschenkels, die aber mit dem Ansatz der Membrana tectoria nichts zu tun hat, ist, wenn auch nicht völlig regelmäßig, homogenisiert.

Auf die vorderen wie hinteren Homogenzellen folgen helle *Hyalinzellen*, von welchen die *vorderen* hohe, und die *hinteren*, jenseits der Pap. acustica basil. stehenden niedrige Zylinderzellen sind. Die ersteren entsprechen den Zellen des Sulcus spiralis internus der Säuger, nur daß diese zu flachen Epithelzellen geworden sind. Und die letztere Gruppe ist den niedrigen Zellen homolog, welche am Außenrand des Hensen schen Epithelwulstes stehen und bis zum Sulcus spiralis externus (Abb. 91) hinüberreichen, wo dann die dunklen Zellen der Außenwand des Ductus cochlearis beginnen.

Die untere oder tympanale Wand des Ductus cochlearis ist zum allergrößten Teil von der *Papilla acustica basilaris* eingenommen, einem flachgewölbten und breiteren Epithelwulst, der im Gegensatz zu dem Corti schen Organ der Säuger nach außen zu immer mehr sich abflacht und mit seinem ersten Drittel auf dem knorpeligen Nervenschenkel, mit dem zweiten und dritten auf der *Membrana basilaris* befestigt ist, dem wichtigsten Gebilde des bindegewebigen Anteiles der unteren Wand. Ausgespannt ist die Basilarmembran zwischen den lippenartig zugeschärften Rändern der beiden Knorpelschenkel, einer Stelle, wo die Knorpelgrundsubstanz unmittelbar aber mit unscharfer Grenze in das faserige Gewebe der Membran übergeht. Nach Satoh soll ein Drittel der Membran auf dem vorderen Schenkel ruhen, und nur zwei Drittel oder drei Viertel dieser Haut im Knorpelrahmen ausgespannt sein, so daß die Basilarmembran breiter wäre wie der Spalt im Knorpelrahmen. Satoh hat sich offenbar durch die Ausdehnung der Papilla acustica basilaris zu dieser Breitenbestimmung verlaufen lassen. Ein histologischer Grund liegt ihr nicht zugrunde.

Auffällig ist die Zonierung der M. basilaris. Sie zeigt im Querschnittsbild (Abb. 95 und 97) *zwei Zonen*, eine *vordere* und breitere und eine *hintere*, die beide eine schwach linsenförmige Gestalt aufweisen. Auf der vorderen Zone ruht die größere Hälfte der Pap. acustica basilaris, auf der hinteren die eigentümliche Gruppe der niedrigen Hyalinzellen. Da der Spalt des ganzen Knorpelrahmens im allgemeinen birnförmig ist, so nimmt die Breite der Basilarmembran vom Anfang der Schnecke bis zur Spitze zu, der Grund dafür, daß Satoh den oberen Teil der Vogelcochlea als Basalteil bezeichnet hat. Nur ist es für die Vogelschnecke typisch, daß das unterste Ende des M. bas. infolge des birnförmigen Knorpelschlitzes wieder schmäler wird, zum Unterschied von dem obersten Stücke, das im zugespitzten Anfang des Schlitzes liegt.

Denker hat beim Papagei die Breite genau bestimmt, welche am Anfang 0,28 mm und an der breitesten Stelle 0,5 mm beträgt.

Als Schichten der Basilarmembran sind bei beiden Zonen zu unterscheiden eine *obere homogene Schicht*, welche nur dünn ist und eine Basalmembran für das akustische Epithel bedeutet, dann *zwei Faserschichten* — eine obere aus feinen und eine untere aus *groben* Fasern bestehende (Abb. 100), die durch eine dünne homogene Zwischenlage getrennt sind - -, und endlich eine aus Bindegewebszellen endothelartig zusammengewebte Schicht, welche der *tympanalen Belegschicht* der Säuger entspricht (Abb. 97 und 98), nur daß sie erheblich schwächer ausgeprägt ist.

Ähnlich wie bei den Säugern sind nun die Fasern der Basilarmembran in eine helle und homogene Zwischensubstanz eingebettet, in welcher abschnittsweise längliche Kerne, die Kerne ihrer Bildungszellen, aus deren Fortsätzen

die Fasern nach Hasse hervorgehen, eingelassen sind (Abb. 98). Merkwürdig ist die Färbungsdifferenz der feinen Fasern in beiden Membranzonen. In der

Abb. 98. *Pap. acustica basilaris.* Erwachsene Taube. Quer.

vorderen Zone verhalten sie sich wie kollagene Fasern, in der hinteren wie elastoide Da beim Menschen nur eine einzige Faserschicht existiert, bei Katze und Kaninchen dagegen zwei derartige Einlagen vorhanden sind, so kann man die Basilar-

membran der Vögel als nach dem tierischen Typus gebaut bezeichnen. Die Zahl der Fasern beträgt nach Denker 1200, den 20. Teil der beim Menschen von Retzius berechneten Summe.

Nach Breuer (1907)[1]) soll die Faserschicht nur der vorderen Zone zukommen, was nicht zutrifft. Dementsprechend ist auch seine Vergleichung der Basilarmembran der Vögel und Säuger nicht zutreffend, nach welcher die vordere als Zona pectinata und die hintere Zone als Zona non pectinata zu gelten habe.

VI. Papilla acustica basilaris der Vögel.

Wenige Jahre nach der Entdeckung des Sinnesorgans in der Cochlea der Säuger ist auch dasjenige der Vögel, und zwar von Leydig (1857) als ein auf der dünnen Membran des Knorpelrahmens liegender Haufen von Zellen gefunden worden. Die Zellen waren teils „*Stachelzellen*", teils blasse *gallertige Zylinderzellen*. Die erstere Art, von der Leydig 3 Reihen fand, hatten alle einen „spitzen Fortsatz", welcher in anderer Ansicht wie eine „undulierende Membran" erschien, die aber unbeweglich war und aus 3—4 Einzelhaaren bestand. Von der zweiten Art, die noch schwieriger zu beobachten und zu erhalten gelang, ist kein auffälliges Merkmal zu entdecken gewesen. Es ist keine Frage, daß Leydig der Entdecker des Sinnesorgans im Ohrlabyrinth der Vögel geworden ist, obgleich er den Hörnerven im Knorpel bleiben ließ. Es glückte ihm nicht, denselben weiter als bis zum dünnen Rand des Knorpelrahmens zu verfolgen. Auch Deiters (1860), welcher die beiden von Leydig entdeckten Zellarten wiedergefunden und die ersteren als Leydigsche Zellen — heute heißen sie *Haarzellen* — benannte, ist nur insofern weiter gekommen, als er nicht 3 sondern 6—8 Reihen von „Stachelzellen" gesehen hat.

Nach der heutigen Definition ist nun die Papilla acustica basilaris eine nahezu gleichmäßige und unkomplizierte Mischung von kürzeren *Sinneszellen* und längeren *Stützzellen* (Fadenzellen Max Schultze), von denen die ersteren durch ihre starren Sinneshaare und diese durch inwendige *Stützfibrillen* charakterisiert sind, welche den zylindrischen Zelleib von der freien zur basalen Seite hin durchziehen (Abb. 98), mit der sie der Membrana basilaris fußartig aufgesetzt sind. Hierbei liegen die Stützzellen fast in ihrer ganzen Länge mit Ausnahme nur des obersten Abschnittes dicht aneinander und lassen kaum sichtbare Intercellularspalten für die eintretenden und zu den oben zwischen ihnen eingelagerten Sinneszellen hin sich verzweigenden Nervenfasern offen. Die Kerne der Stützzellen liegen teils in der basalen Seite, teils in mittleren und höheren Etagen des Zelleibes (Abb. 97 vom Huhn) oder wie bei der Taube (Abb. 98) zum größten Teil in dem oberen Drittel desselben, dicht unter der Garnitur der Haarzellen. In der Papilla acustica bas. der Taube kommt es noch zu der Bildung eines *Tunnels*, welcher von der Eintrittsstelle des Hörnerven fort eine Strecke weit in das ausgebogene Stützepithel hinein sich erstreckt, um dann erst in die feinen intercellulären Spalträume überzugehen. Ob es Sinnesorgane bei Vögeln gibt, deren Stützzellen keine fibrilläre Struktur aufweisen, sondern nur einfache aber etwas dickwandigere Epithelzellen vorstellen, ist heute unbekannt.

Die *Haarzellen* sind im allgemeinen zylindrische Epithelzellen, etwas länger in dem höheren vorderen wie in dem hinteren abfallenden Gebiet der Papilla acustica. Überall zeigen sie jedoch ein etwas kegelförmig zugespitztes basales

[1]) Breuer, J.: Über das Gehörorgan der Vögel. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Kl. Bd. 116, S. 4. 1907.

Ende. Der Zelleib ist stark granulär, von einem Neurofibrillengitter durchzogen und enthält in der freien Seite eine kräftige und nach innen sich verjüngende *Haarplatte*, aus deren planer Oberfläche ein *Sinneshaarbüschel* herausragt, das strichartig verbreitert (Abb. 99) in der Längsrichtung der Lagena eingestellt ist und dessen äußerst feine Einzelhaare, die noch einen blasser färbbaren Anfangsteil und einen dunkleren, am Ende oft angeschwollenen Hauptteil zeigen, durch eine spärliche Zwischensubstanz zusammengehalten werden. Ihre Zahl ist sehr beträchtlich; weit über 100 Härchen läßt die rechte Haarzelle der Abb. 99 abschätzen. Von hintenher legt sich ihm die auffallend kräftige Außengeißel des Diplosoms an. Die basale Seite ist die *Innervationsseite*, an welcher sich die neurosomenreichen Endzweige des Hörnerven zusammendrängen, um mit mehreren Haarzellen sich zu verbinden.

Das Verzweigungsgebiet des Hörnerven, welcher durch mehrere Löcher des dreieckigen Knorpels — bei den Säugern bildet die Habenula perforata nur eine einzige Reihe — in das Epithel eindringt, ist weit größer als der Umfang der Papilla acust. basilaris. Es werden von ihm auch noch die *hinteren*

Abb. 99. Sinnesepithel der Taube im Flächenbild (Lamina reticularis).

Hyalinzellen erreicht und mit kleinen neurosomenreichen Endfüßen bedeckt, dem typischen Zeichen der Innervation, ein Merkmal, welches die Cochlea der Vögel von derjenigen der Säuger unterscheidet, in welcher der innervierte Epithelbezirk scharf mit der äußersten Haarzelle abschneidet. Bemerkenswert ist — und dieser Umstand bildet einen weiteren Hinweis auf die physiologische Dignität dieses Epithelstreifens —, daß unter ihm die Membrana basilaris eine besondere Zone aufweist (Abb. 97), welche außer beim Huhn in gleicher Weise bei Taube, Kanarienvogel, Sprosser, Kreuzschnabel vorkommt und wohl ein allgemeines Merkmal der Vogelschnecke ist.

Membrana tectoria (Membrana fenestrata Deiters). Ihrer Entwicklung entsprechend ist die ausgewachsene Deckmembran in letzter Linie aus feineren und durch eine homogene Zwischensubstanz miteinander zu einem gröberen Gerüstwerk verbundenen *Fibrillen* zusammengesetzt und außerdem an ihrer gesamten konkaven Oberfläche von einer dünnen und netzartig verdickten Haut überzogen. Zum Unterschied vom embryonalen Stadium sind jedoch die Fibrillen zu gröberen Faserzügen und diese wiederum zu einem Gerüstwerk umgeformt worden, wie es die meisten Untersucher seit Retzius, Held u. a. gesehen

haben (Abb. 97, 98). Satoh hält dieses Bild für ein Artefakt und läßt das von mir beschriebene embryonale Strukturbild mit mehr gleichmäßig verteilten Fibrillen auch für die ausgewachsene Deckmembran weiter bestehen, eine Auffassung, welche die allmählich und gesetzmäßig vorschreitende Umwandlung der feinfibrillären in die grobnetzige Form von oben-vorn her und der Sinnesfläche zu außer acht gelassen hat. Die Querschnittsform der M. tectoria ist ungefähr dreiseitig und läßt außer jener eingedrückten *vestibularen Oberfläche* noch eine der Sinnesfläche zugewandte *Unterfläche* sowie endlich eine vordere *Anheftungsfläche* unterscheiden, welche höher oben an den vorderen Homogenzellen liegt, die ein sehr kompaktes Protoplasma führen und längere Fortsätze in die Substanz der Deckmembran abzweigen, durch welche sie ihren Stoffwechsel zu beeinflussen und zu regulieren vermögen, jene Stelle, von welcher her in embryonaler Zeit die gerüstig-netzige Umbildung der Membran vor sich gegangen ist.

Die charakteristischste Fläche der M. tectoria ist ihre *Unterfläche*, welche nicht wie bei den Säugetieren plan, sondern zackig erscheint und durch viele feine, saitenartig ausgespannte Fäden mit der Epithelfläche verbunden ist, die nach P. Meyer (1870) von „schleimiger" Beschaffenheit sind. Nach Retzius soll dagegen die Deckmembran frei über der Sinnesfläche schweben, ein Befund, der nach späteren Untersuchungen (Held 1909) nicht stichhaltig ist. Die M. tectoria von Huhn und Taube ist mit ihrer Unterfläche befestigt, und zwar an den freien Seiten der *Stützzellen* der Pap. acust. mit Hilfe jener Fäden, die aus den Zackenspitzen, d. h. aus den verfeinerten Enden der schrägen Netzbalken hervorgehen und den ursprünglichen Fibrillenzügen der embryonalen Deckmembran entsprechen (Abb. 97, 98). Satoh hat später gemeint auf Grund von Präparaten, bei denen aber die fraglichen Gebilde nicht kontrastreich dargestellt worden, daß die *Sinneshaare* direkt in die Membranfibrillen übergehen, eine Ansicht, welche der ganzen Entwicklung der Papila acustica basilaris direkt widerspricht (s. oben S. 474). Die Anheftungsfasern ziehen auf meinen Präparaten nur dicht an den Spitzen der Sinneshaarbüschel vorbei, am dichtesten in dem hinteren abhängenden Gebiet der Sinnesfläche, am wenigsten dicht und hier mehr gerade nach oben gerichtet in ihrem vorderen Teil. Nach Breuer (1907) sollen die Sinneshaare mit den Fasern der Deckmembran „kontinuierlich zusammenhängen", in welche sie eintreten, allerdings ohne ihre wesentliche qualitative Verschiedenheit gegenüber den Deckmembranfäserchen aufzugeben. Seine Abb. 8 und 9, auf denen weder die Sinneshaare noch die Deckmembranfibrillen scharf genug dargestellt sind, können hierfür keineswegs herangezogen werden, ganz abgesehen von ihrer viel zu geringen Vergrößerung.

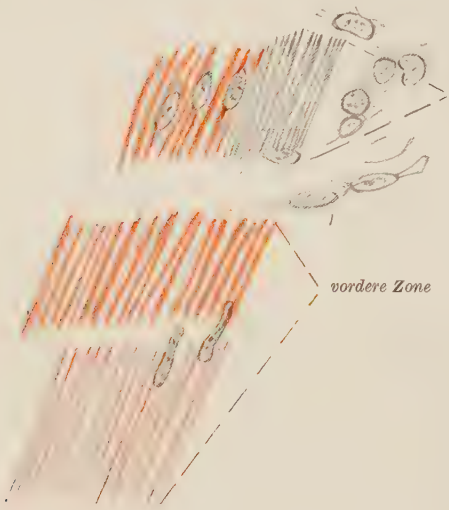


Abb. 100. *Membr. basilaris* der Taube. Flächenbild.

Aus welcher Substanz die M. tectoria einschließlich ihrer Anheftungsfasern besteht, ist unbekannt. Für eine weiche „schleimige" Beschaffenheit spricht

das mikroskopische Bild nicht ohne weiteres, ihre schwierige Konservierung andererseits, die sie oft zerrissen zeigt und fehlen läßt, gegen eine irgendwie festere Konsistenz der Anheftungsfasern.

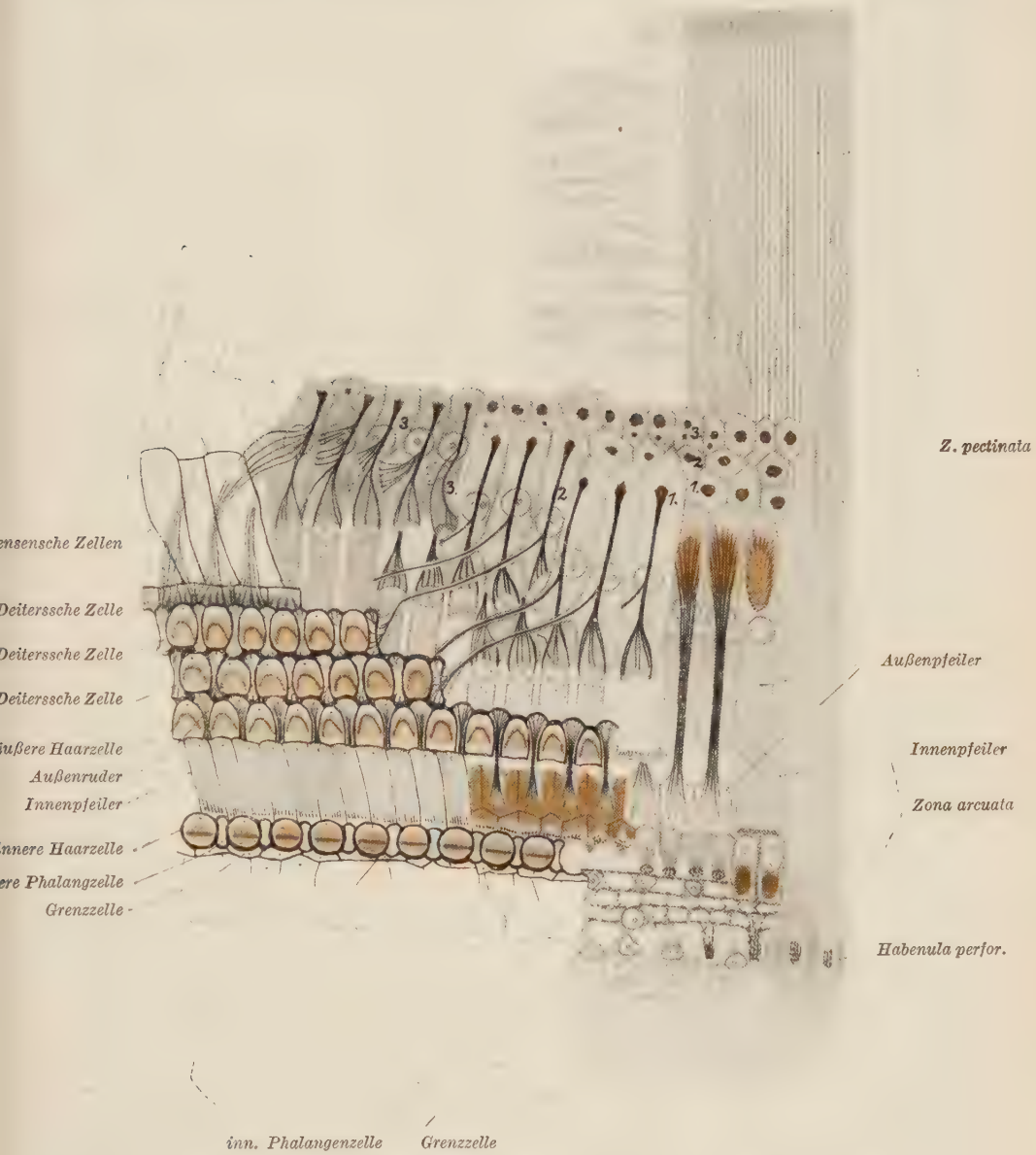


Abb. 101. Cortisches Organ. Erwachsener Mensch. Anfang der I. Windung. Flächenbild von der Lamina reticularis bis zur Basilarmembran.

VII. Cortisches Organ der Säugetiere.

Viel komplizierter wie die Pap. acust. basil. der Vögel ist das Cortische Organ der Säuger aufgebaut. Und zwar sind sämtliche Teile, die *Sinneszellen* wie die *Stützzellen*, von einer solchen Komplikation betroffen, die in letzter Linie

mit einer viel ausgeprägteren und weniger eng gefügten *Reihenstellung der Sinneszellen* über der Grundmembran zusammenhängt, für welche wiederum eine durchgreifende Architektonik des Stützapparates notwendig geworden ist (Abb. 99 von der Taube und Abb. 101 vom Menschen).

Sinneszellen. Die Sinneszellen oder *Haarzellen* der Säuger (Stäbchenzellen, Hensen) sind längere Zylinderzellen als bei den Vögeln. Und deutlicher als bei diesen zeigt sich das ganze Büschel der *Sinneshaare* aus zwei Teilen zusammengesetzt. Mit einem blasser färbbaren und pfeilartig dünn zugespitzten Anfangsteil sind sie in der dicht unter der freien Oberfläche gelegenen *Haarplatte* eingelassen und befestigt, welche bei den inneren Haarzellen einen querovalen, bei den äußeren dagegen längsovalen Umriß in radiärer Richtung hat (Abb. 101) und etwas kleiner wie der Durchmesser der Haarzelle am oberen Ende ist. Der stärker färbbare Hauptteil der längsten Sinneshaare berührt die Unterfläche des M. tectoria, an der er leicht abgerundet oder sogar mit einem etwas verdickten *Endknöpfchen* aufhört. Die *Zahl* der Sinneshaare ist schwer festzustellen, weil sie sehr fein sind und eng durch eine Zwischensubstanz miteinander zu einem einheitlichen Apparat verbunden werden. Ein Artefakt ist es, wenn die Einzelhaare desselben nach verschiedenen Richtungen hin auseinanderstehen und nicht gerade empor, sondern mehr oder weniger niedergebogen auf der Haarplatte stehen. Beim Menschen ist die Zahl der Sinneshaare sehr bedeutend und höher, als bisher bekannt. Die *inneren* Haarzellen der I. Windung besitzen durchschnittlich 41—44 Sinneshaare, diejenigen der II. Windung 64 (nach Kolmer 30—40). Die *äußeren* Haarzellen, welche nach Kolmer (1909) 50—60 und mehr Sinneshaare haben, sind im allgemeinen noch reicher ausgestattet; die erste Reihe derselben führt in der II. Windung 83 Sinneshaare, die zweite Reihe 67—80, ebenso viele wie in der I. Windung, die dritte Reihe über 100 (Abb. 102). In der III. Windung sinkt die Zahl auf 63—65. Retzius hatte noch mit der kurzen Notiz sich begnügen müssen, daß auf den inneren Haarzellen 20 Haare und darüber stehen, auf den äußeren noch mehr. Bemerkenswert ist dagegen seine Angabe, daß die menschliche Haarzelle unter allen übrigen Säugetieren die meisten Sinneshaare führt, eine Angabe, welche Kolmer dahin präzisiert, daß allgemein „in der Reihe der Säuger eine Zunahme der Anzahl der Haare" zu konstatieren ist. So besitzen die „Halbaffen mehr Haare als Insektivore, Raubtiere und Fledermäuse, die Affen mehr Haare als die Halbaffen, noch mehr die Primaten und der Mensch".

Abb. 102. *Sinneshaare.* II. Windung. Mensch. Flächenbild.

Abb. 103. *Sinneshaare.* II. Windung. Meerschwein. Flächenbild (auf den zwei inneren Haarzellen stehen 41 resp. 42 Sinneshaare, auf der ersten äußeren 83, auf der zweiten äußeren 51 und auf der dritten äußeren Haarzelle 42 Sinneshaare).

In der *allgemeinen Anordnung der Sinneshaare* auf der Haarplatte gibt es keinen auffallenden Unterschied zwischen Tier und Mensch. Für beide ist es typisch, daß die Sinneshaare bei den *inneren Haarzellen* ein feines Plättchen bilden, das quer zum Schneckenradius eingestellt ist, bei allen *äußeren Haarzellen* dagegen eine hufeisenförmige Figur zusammensetzen. Auffällig ist weiter die strenge Reihenstellung der Sinneshaare. Bei den *inneren Haarzellen* hat Kolmer zwei vollständige und mitunter noch eine dritte unvollständige Reihe gefunden. Ich finde drei vollständige und eine unvollständige 4. Reihe, die ungefähr dreiviertel so lang ist (Abb. 102). Von den *äußeren* Haarzellen hat Kolmer (1909) angegeben, daß „auch der Raum im Inneren der Hufeisenfigur von 1—2 μ langen Härchen eingenommen wird". Nur ist das Härchenbild der Hufeisenfigur mit ihren breiten Seitenschenkeln viel regelmäßiger (Abb. 102), als es die Abb. 2—4 von Kolmer angeben, auf welchen die Ordnung fehlt. In strengen Reihen sind die 67—117 Einzelhaare verteilt, welche der Gesamtkurve entsprechend gekrümmt sind, die am Scheitel ein wenig unterbrochen ist, dort wo die *Außengeißel des Diplosoms* sich anlegt. Sonst hat jedoch Kolmer recht, wenn er die innersten Härchen so viel kürzer sein läßt; aber es sind nicht alle Innenhaare gleich kurz. Auf die innerste Reihe folgt eine solche mit etwas längeren Härchen usw., so daß nur die äußersten Sinneshaare so lang sind, daß sie die Unterfläche des M. tectoria berühren können, wenn dieselbe gerade ausgebreitet ist. Was dieser eigentümliche und höchst auffällige *Etagenbau* des Sinneshaarbüschels bedeuten mag, soll später bei der Theorie des Gehörorgans besprochen werden. Beim Meerschwein (Abb. 103) sind bei den inneren und äußeren Haarzellen meistens nur zwei Reihen von Sinneshaaren ausgeprägt, von denen die axial gelegene die kürzeren führt. Vereinzelt findet sich eine unvollständige dritte, die nur ganz wenige Haare enthält, eine auffällige Differenz zu dem Sinneshaarapparat beim Menschen. Dementsprechend ist die Zahl der Sinneshaare viel geringer (s. Abbildungserklärung).

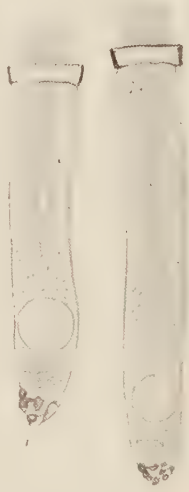


Abb. 104. *Lebendfrische äußere Haarzellen.* Meerschwein.

Haarplatte (Endplatte Hensen, Grundplatte, Zellplatte Kolmer). Mit dem Umriß des Haarzellenkopfes stimmt die Form der unmittelbar an der Oberfläche gelegenen und etwas kleineren Haarplatte nicht völlig überein. Bei den inneren Haarzellen ist sie mehr queroval als bei den äußeren, wo außerdem die Sphäre des Diplosoms einen geringen Einschnitt am peripheren Rande hervorruft. Die Außenfläche der Haarplatte ist eben, die Unterfläche ein wenig gewölbt. In welcher Weise sich die Sinneshaare zur Haarplatte verhalten, ob sie unverändert hindurch reichen, um in dem Protoplama des Zelleibes basalwärts weiter zu verlaufen, ist ganz unbekannt. Jedenfalls sind sie nicht wie die beweglichen Haare von Flimmerzellen durch Basalkörner unterbrochen, welche eine Innengeißel in die Zelle hineinsenden. Aber oft findet man in lebendfrisch untersuchten Haarzellen (Held 1902) ein an der Vakuole des Zellplasmas vorbei und bis zum Kern herunter ziehendes Fibrillenbündel, welches an der Haarplatte beginnt und wie das äußerliche Sinneshaarbüschel selbst aus parallelen Fäserchen besteht und sicherlich seine intracelluläre Wurzel bedeutet (Abb. 104). Gelegentlich ist diese *Fasereinlage* der freien Seite spiralig verbogen oder zeigt ein Anastomosieren der Einzelfäserchen. Wahrscheinlich ist sie mit dem Hensenschen Spiralkörper zu identifizieren, den sein Entdecker allerdings für einen Nervenendapparat gehalten hat, meiner Meinung nach aber nicht dem eigenen Neuro-

fibrillennetz der Haarzelle (Abb. 85), sondern den nur artefiziell veränderten inneren Wurzeln der Sinneshaare entspricht. Ob das *Diplosom* der Haarzelle, welches konstant bei allen Haarzellen am peripheren oder äußeren Rand der Haarplatte gelegen ist, eine feine Innengeißel besitzt, welche wie bei den indifferenten Epithelzellen des Ductus cochlearis in das Protoplasma hineinreicht, ist ebenfalls sehr wahrscheinlich.

Im frischen Zustande untersucht sehen die Haarzellen des Meerschweins wie glashelle Schläuche aus, die bei den inneren Haarzellen dicker, gedrungener und mehr ausgerundet sind am unteren Ende als bei den äußeren, welche schmäler, schlanker und am basalen Pol mehr oval geformt sind. Eigene Fortsätze besitzt die Haarzelle, auch die innere, wie früher geäußert worden, nicht. Sie ist überall durch eine deutliche und kräftige Zellhaut begrenzt, die nur am unteren Pol stellenweise schwächer und unscharf beschaffen ist. Die äußeren Haarzellen sind besonders starkwandig. Das *Protoplasma* erscheint unmittelbar nach dem Tode wasserklar mit im allgemeinen spärlichen und der Zellwand anliegenden kleinen Granulis, die nach Retzius Molekularbewegungen zeigen. Im basalen Ende liegt ein rundlicher Körnerhaufen (Retziusscher Körper), in der oberen freien Zellseite mitunter eine Gruppe hellglänzender Tröpfchen. Der *Kern* ist anfangs vollkommen klar und strukturfrei. Mit diesem frischen Zustand stimmt das *Fixierungsbild* (Abb. 109, 111), auch das der menschlichen Haarzellen, weitgehend überein. Nur sind die der Zellhaut angefügten Granula zahlreicher geworden; auch sind viele derselben im Innern des Protoplasmas an längsverlaufenden Fäden aufgereiht. Der Kern hat eine körnig-netzige Struktur erhalten, in welcher ein oder mehrere Nucleolen eingebettet sind. Im Vergleich mit den Haarzellen der Vögel sind diejenigen der Säuger weniger dicht granuliert.

Das bemerkenswerteste Bild der Haarzelle ist ihre *neurofibrilläre Struktur*, welche von der basalen Seite her (s. oben S. 476) sich ausgebildet hat und schließlich die ganze Zelle beherrscht. Dieser Entwicklung entsprechend ist auch im postembryonalen Zustand das Neurofibrillengitter der basalen Seite immer noch am dichtesten gebaut (Abb. 85—88). Auch tritt in ihm trotz der vielen engen Maschen eine gewisse radiäre Richtung einzelner Fibrillenzüge hervor, welche dann den Kern reifenartig umgreifen und in die oberhalb gelegene Protoplasmazone gelangen, um hier in der freien Zellseite ein reich entwickeltes Fibrillennetz bis zur Haarplatte heraufzubilden, in welchem die Wurzeln der reizempfindlichen Sinneshaare irgendwie eingebettet liegen müssen. Ob sich mit der zunehmenden Funktion und dem Alter die neurofibrilläre Struktur der Haarzellen ändert, ist nicht aufgeklärt. Auch die Beobachtungen von Kolmer[1]) (1909) sowie von London und Pesker[2]) (1906) umfassen nur die Zustände dieser Sinneszellen bei jungen Mäusen, die noch am leichtesten sich färberisch darstellen lassen.

Der Retziussche Körper soll nach Kolmer mit dem Neurofibrillengitter des basalen Zellpoles identisch sein, eine Meinung, welche die Struktur des Retziusschen Körpers nicht völlig berücksichtigt hat. Da der fragliche Körper aus Granulis und einer Zwischenmasse besteht, so ist es keineswegs ausgeschlossen, daß

[1]) Kolmer, W.: Histologische Studien am Labyrinth mit besonderer Berücksichtigung des Menschen, der Affen und der Halbaffen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 74. 1909. — Kolmer, W.: Der Bau der Endapparate des Nervus octav. und deren physiologische Bedeutung. Ergebn. d. Physiol. Bd. 11. 1911. — Kolmer, W.: Zur Kenntnis des Verhaltens der Neurofibrillen in der Peripherie. Anat. Anz. Bd. 27. 1905.

[2]) London u. Pesker: Über die Entwicklung des peripheren Nervensystems bei Säugetieren (weißen Mäusen). Arch. f. mikr. Anat. Bd. 67. 1906.

derselbe von Neurofibrillen ausgiebig durchzogen ist, welche auf nicht spezifisch gefärbten Präparaten der Zwischenmasse entsprechen würden. Die *Zahl der Haarzellen* ist von Retzius berechnet worden. Während es beim *Kaninchen* 1000 innere Haarzellen gibt und bei der Katze 2000, finden sich in dem Cortischen Organ des Menschen 3500. Die drei Reihen *äußerer Haarzellen* betragen beim Kaninchen 6100, bei der Katze 9900 und die vier Reihen des Menschen 12 000, halb so viel also, als es in seiner Zona pectinata Radialfasern gibt (beim Kaninchen 10 500, bei der Katze 15 700).

Innervation der Haarzelle. Wie die Haarzelle innerviert wird, hat zuerst Retzius (1884) vermutet. Er sah an dem unteren Pol der *äußeren* Haarzelle des Kaninchens eigentümliche „gelblich glänzende, stark lichtbrechende, scharf

Abb. 105. *Innervationsbild des* Cortischen *Organs.* Maus, $1^3/_4$ Tag. Flächenbild.

begrenzte, etwas zugespitzte Körper" haften, die vielleicht als „Pigment", wahrscheinlicher aber als Nervenendkörperchen aufzufassen seien. Daß diese Gebilde in der Tat die granulierten Endfüße der Hörnervenfasern sind, hat dann Held (1902) beim Meerschwein nachgewiesen, der sie nicht nur im Fixierungsbild, sondern auch an der überlebenden Haarzelle (Abb. 104) mit den feinsten Zweigen der Spiralnerven zusammenhängend fand. Jede terminale Nervenfaser bildet mehrere neurosomenreiche Endfüße, die sowohl untereinander wie mit der Haarzelle zusammenhängen, dort wo die Zellmembran unscharf begrenzt ist. An dem basalen Innervationspol der äußeren Haarzelle des Menschen hängen ca. 7 Nervenendfüße.

Dann ist die Frage nach dem Verhalten der *Neurofibrillen* des Hörnerven zu der Haarzelle diskutiert worden, ob sie nach dem Schema der Neuronenlehre die Sinneszelle mit ihren in sich zurücklaufenden Endschlingen nur berühren

[Ramon Cajal[1]) 1904], oder in das Protoplasma derselben eindringen (London und Pesker 1906, Kolmer 1905). Die Abbildungen von London und Pesker sind nicht sehr beweisend, da sie nur eine flächenhafte und allzu dichte Überlagerung von extra- und intracellulären Neurofibrillen zeigen, so daß es unmöglich wird, beide in ihrem Verlauf zu verfolgen und ihren Zusammenhang festzustellen. Jedenfalls wird die äußere Haarzelle nicht nach diesem Modus, sondern ausschließlich an ihrem basalen Pol innerviert (Abb. 85, 88). Nach Kolmer (1911) sollen alle Haarzellen, die inneren wie die äußeren, erst auf sehr verschlungenem Wege von ihrer Nervenendfaser erreicht werden, nicht in einem direkten radiären Verlauf von der Habenula perforata her, sondern durchweg auf einem *spiraligen Umweg*, der sich aus dem Längenwachstum und der Einrollung des Ductus cochlearis erkläre.

Hiermit stimmen meine Abb. 85 und 105 nicht überein, nach welchen Nervenfasern in jeder Richtung die Haarzelle erreichen und inwendig innervieren. So wird z. B. die *innere Haarzelle* (Abb. 85) bereits nach kürzestem Verlauf von einer solchen Nervenfaser innerviert, nicht wie es Kolmer angibt, erst vom „inneren Spiralzug" her, aus dem sich Nervenfasern zurückkrümmen sollen.

Abb. 106. *Innervation der äußeren Haarzellen* (*I—III*). Maus, $1^3/_4$ Tag. Flächenbild.

Aber es bleibt zweifelhaft, wie groß ihre Zahl ist. Im übrigen ist Kolmer zuzugeben, daß sich Nervenfäserchen teils von den Radiärfasern, teils von den Spiralfasern her der Außenseite der inneren Haarzelle der Länge nach anlegen; aber sie dringen nicht in ihr Protoplasma ein. *Rückläufige Innervationsfibrillen* gibt es dagegen bei den *äußeren* Haarzellen (Abb. 85, 106).

Innervation des Cortischen Organs. Viel schwieriger wie die Frage nach der Innervation der einzelnen Haarzelle ist diejenige nach dem Innervationsprinzip des ganzen Organs als eines flächenhaft in die Länge gezogenen Mosaikes von Sinneszellen zu beantworten, weil sie die Verästelungsgröße der Hörnervenfaser mit in Rechnung zu setzen hat, die heute nicht völlig sicher zu bestimmen ist. Für die Theorie des Gehörorgans ist sie die wichtigere. Nach den Beobachtungen von Retzius (1892), Held (1897), Ramon Cajal (1904) verzweigt sich die intraepitheliale Hörnervenfaser mehr oder weniger weit, nach Held bis zu $^1/_4$ Schneckenwindung, nach Ramon Cajal nur an 2—3 Haarzellen. Kolmer (1911) hat bei jungen Mäusen die *verzweigten* Fasern fast völlig vermißt und dafür *unverzweigte* gefunden, welche „eine isolierte Leitung vom Sinneselement bis zum Zentrum" repräsentieren sollen, ein Resultat, mit welchem die Abb. 106, ebenfalls von der jungen Maus, nicht übereinstimmt. Von den 6 Nervenfasern dieser Abb. 106 ist es nur eine einzige (Nr. 5), welche nach einem kurzen spiraligen Umweg die

[1]) Cajal, S. R.: Textura del Sistema nervioso del Hombre y de los Vertebratos. II. Madrid 1904.

Haarzelle *a* erreicht und innerviert. Alle übrigen Nervenfasern sind reich verästelt, ebenso wie diejenigen der Abb. 105, auf der die Verästelungsweise der Nervenfasern 1 und 2 ausgezeichnet worden ist.

Da die heutige Nervenversilberungstechnik oft unvollkommen färbt, so ist diesem positiven Befunde nach die Angabe von unverästelten intraepithelialen Hörnervenfasern sehr vorsichtig aufzunehmen. Ob in dem völlig ausgewachsenen Organ der Maus andere Innervationsverhältnisse sich einstellen als bei dem nicht ganz 2 Tage alten der Abb. 105, ist unbekannt, aber unwahrscheinlich. Jedenfalls zeigt ein frühzeitiges Stadium, auf dem noch keine Haarzellen sich neurofibrillär differenziert haben, daß alle Nervenfasern sich mehr oder weniger weit aufzweigen und daß auch die eben entstandenen Spiralfasern keine Ausnahme von diesem allgemeinen Typus sensibler, intraepithelialer Nervenfasern machen (Abb. 107).

Zu der Frage nach dem *Innervationsprinzip* des Cortischen Organs gehört also diejenige, ob es wenigstens einzelne Haarzellen gibt, die nur von einer einzigen

Abb. 107. *Innervationsbild des noch undifferenzierten* Corti schen *Organs.* Maus. Flächenbild.

Nervenfaser innerviert werden, gleichviel, ob sie radiär oder spiralig zu ihr hin verlaufen ist, eine Frage, die bei dem heutigen Stand einer unzulänglichen Nervenfärbung ebenfalls schwer zu entscheiden ist. Die Haarzellen *a*, *b* und *c* der Abb. 106 werden mehrfach innerviert, *a* von den Nervenfasern 5 und 4, *b* von den Nervenfasern 4 und 3 und *c* von den Nervenfasern 2 und 1. Die Haarzellen α, β, γ und weitere werden dagegen, dem Anschein nach von je einer einzigen Nervenfaser versorgt. So wie es allgemein zwei Arten von Nervenfasern geben würde, verzweigte und unverzweigte, müßten also auch zwei Arten von Sinneszellen unterschieden werden, einfach und mehrfach innervierte, womit aber nicht gesagt sein soll, daß nur die unverästelten Radiärfasern eine einfache Innervation vermitteln können.

Ein weiteres Ergebnis ist, daß beide Arten von Haarzellen, die einfach und die mehrfach innervierten, nicht gruppenweise getrennt liegen, sondern durcheinander gemischt stehen.

Nach meiner früheren Untersuchung (Held 1897) mit Hilfe der Golgischen Silbermethode bei reifen Kaninchenföten innervieren nun die verzweigten Hörnervenfasern einen relativen großen Umfang des Cortischen Organs, bis zu $^1/_4$ Schneckenwindung. So weit lassen sich dieselben mit Hilfe der modernen

Cajalschen Technik nicht verfolgen. Immerhin zeigt die Abb. 105, daß es Nervenfasern (Nr. 1 und 2) gibt, welche wenigstens 5—6 Haarzellen beherrschen, und daß zweitens beide Gruppen von Sinneszellen nicht rein mosaikartig nebeneinander, sondern etwas ineinander geschoben stehen. Es überschneiden sich, ähnlich wie im groben bei den peripheren Hautnerven die Verästelungsgebiete der einzelnen Nervenfasern. Ob der ganze Umfang ausgefärbt worden, wird dagegen sehr zweifelhaft, wenn man solche Spiralfasern zum Vergleich heranzieht, die in ihrem Verlauf zahlreichere Kollateralen in dichter Reihenfolge abzweigen. Zum Unterschied von den äußeren ist die *Innervation der inneren Haarzellen* viel reichhaltiger und komplizierter. Denn hier treffen und fast an ihrer ganzen Oberfläche viele verzweigte Nervenfäserchen zusammen, welche teils von den eben eingedrungenen Nervenfasern der Habenula perforata, teils von den verschiedenen Spiralzügen her abgezweigt werden, die entweder unter den Haarzellen selbst oder erst im Pfeilertunnel verlaufen, wodurch ein hauptsächlich an der unteren oder peripheren Seite der inneren Haarzellenreihe gelegenes und so dichtes Innervationsbild zustande kommt (Mitte der Abb. 105), daß der Weg einzelner Nervenfasern in ihm verlorengeht. Hiernach erscheint die mehrfache Innervation bei den inneren Haarzellen in einem weit höheren Grade durchgeführt als bei den äußeren. Auf jeden Fall ist es sehr auffällig, daß das Verzweigungsbild des Hörnerven an der Reihe der inneren Haarzellen so große Unterschiede gegenüber demjenigen des äußeren oder peripheren Abschnittes des Cortischen Organs aufweist.

Das allgemeine Ergebnis ist demnach, daß im Cortischen Organ das *Prinzip der mehrfachen Innervation der Sinneszelle* vorherrscht. Ob es daneben und wenigstens für gewisse äußere Haarzellen jenen einfachen Typus gibt, welchen eine unverzweigte Spiralfaser mit ihrem rein endständigen Nervenendfuß vermittelt, kann nur als eine mehr vereinzelte oder lokale Einrichtung bezeichnet werden. Sehr kompliziert wird endlich der Abschluß des ganzen Innervationsproblems durch die Ausstattung des *Ganglion cochleare* mit *Spiralnervenzügen*, welche nicht alle einfach abgebogene periphere Neuriten darstellen, sondern auch Seitenzweige bedeuten, welche sogar vielfach nach divergenten Richtungen auseinandergehen, ähnlich wie es gelegentlich bei einzelnen Tunnelnerven (Abb. 106, Nervenfaser 3) zu konstatieren ist. Von einer Lösung des Gesamtproblems ist demnach die mit der heutigen Nervenfärbetechnik durchführbare Analyse noch weit entfernt. Immerhin kann so viel gesagt werden, daß es im Bereich der *äußeren Haarzellen* eine sehr feine Lokalisation gibt, die allerdings nicht dem einfachen Radiärschema von Helmholtz (1896) entspricht, nach welchem „jede Saite eines Klaviers mit einer Nervenfaser verbunden ist", so daß „die Empfindungen verschieden hoher Töne unter Umständen verschiedenen Nervenfasern zufallen". Die Einrichtung ist vielmehr diese, daß eine Nervenfaser auf kollateralem Wege viele Haarzellen innerviert, die weit voneinander entfernt über verschieden langen Radialfasern der Grundmembran aufgebaut stehen. Es wird also ein und dieselbe Nervenfaser resp. ihre Ursprungsnervenzelle von sehr ungleichen Schallwellen erregt werden müssen. Aber es gibt im Cortischen Organ eine Verteilung der Hörnervenfasern nach dem Prinzip von *verschiedenen Kombinationen*, welches Bethe (1895) zuerst an den Nervenhügeln der Froschzunge gezeigt hat. Im Gehörorgan wird die Lokalisierung des Schallreizes, das Empfinden einer bestimmten Tonhöhe dadurch herbeigeführt, daß die einzelnen, enger oder weiter nebeneinanderstehenden Haarzellen eine *verschiedene Kombination von Nervenfaserzweigen* erhalten. Die Haarzelle *a* der Abb. 106 wird von den Nervenfasern 5 und 4, die Haarzelle *b* von den Nervenfasern 4 und 3, die Haarzelle *c* von den Nervenfasern 2 und 1 innerviert. Ob das gleiche Prinzip

auch in der Reihe der *inneren Haarzellen* gilt, ist bei ihrer allzudichten und unübersichtlichen Innervation nicht mehr sicher zu entscheiden.

Stützapparat der Haarzellen.

Abgesehen von ihrer Länge und einer auffälligen Gestalt sind die Stützzellen durch eine *faserige Struktur* ausgezeichnet, welche sie für die Einfügung der Sinneszellen in das Cortische Organ mechanisch wirksamer erscheinen läßt als das Lager einfacher Epithelzellen, welches sich an den beiden Rändern des Cortischen Organs, hauptsächlich an seinem peripheren vorfindet. Zu dem faserig differenzierten Stützapparat gehören die *Pfeilerzellen* (Corti) und die *äußeren Phalangenzellen* (Deiterssche Zellen). Hinzu kommen im weiteren Sinne die *inneren Phalangenzellen* und die *Grenzzellen* (Held), welche zwar nur gelegentlich Stützfibrillen enthalten, sonst aber und ebenso wie die ersteren Zellen durch die an ihren freien Seiten entwickelten Kitt- oder Schlußleisten jene Ringfassungen für die Haarzellenköpfe zusammensetzen, welche die an der Oberfläche des Cortischen Organs ausgeprägte *Lamina reticularis* (Kölliker) einnimmt. Zum Unterschied von den Haarzellen, welche nicht mehr durch die ganze Dicke des Cortischen Organs hindurchreichen, stehen alle diese Stützzellen mit ihren basalen Fußflächen, in denen noch wie bei den Pfeilerzellen und äußeren Phalangenzellen die Stützfasern in besonderer Weise befestigt sein können, auf der *Membrana basilaris*, so daß auch die Haarzellen von dieser bindegewebigen Grundmembran her getragen und den Schallwellen gegenüber gesichert sind (Abb. 101 und 108).

Mit der *Reihenstellung* der Haarzellen stimmt diejenige der Stützzellen vollständig überein. Und diese ist es in weiterer Folge, welche alle die Fibrillen und Fibrillenzüge der vielen einzelnen Stützzellen zu einem einheitlich aufgebauten und architektonisch gegliederten Stützapparat sich zusammenschließen läßt, der für das Cortische Organ der Säuger typisch ist. Im Bereich des Stützapparates kommt es endlich aus demselben Grunde zur *Vergrößerung der Intercellularräume*, wodurch die verschiedenen charakteristischen Hohlräume entstehen, welche sicherlich sowohl für die Stützzellen wie für die in ihnen befestigten Sinneszellen als Ernährungsreservoire von Bedeutung sind (Abb. 115). Die beiden Reihen der Pfeilerzellen umschließen den *inneren Tunnel* oder Pfeilertunnel, die Reihen der zwei äußersten Phalangenzellen den *äußeren Tunnel*. Zwischen den beiden Tunneln liegen die unregelmäßig gestalteten Nuelschen Räume, in deren Wänden die äußeren Haarzellen eingefügt sind. Axialwärts von dem inneren Tunnel stehen die beiden Reihen der inneren Phalangen- und der Grenzzellen einander gegenüber, welche die einfache Reihe der inneren Haarzellen zwischen sich nehmen.

Pfeilerzellen. Ihre Gestalt hat Corti entdeckt, ihren fibrillären Bau Kölliker (1852). In der Folgezeit haben die Untersuchungen von M. Schultze[1]) (1858), Deiters (1860), Böttcher (1869), Nuel[2]) (1872), Lavdowsky[3]) (1876), Retzius (1884), Joseph[4]) (1900), v. Spee[5]) 1901), Held (1902) weitere Struktur-

---

[1]) Schultze, M.: Über die Endigungsweise des Hörnerven im Labyrinth. J. Müllers Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med. 1858.

[2]) Nuel: Beitrag zur Kenntnis der Säugetierschnecke. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 8. 1872.

[3]) Lavdowsky: Untersuchungen über den akustischen Endapparat der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 13. 1876.

[4]) Joseph: Zur Kenntnis vom feineren Bau der Gehörschnecke. Anat. Hefte Bd. 14. 1900.

[5]) v. Spee: Mitteilungen zur Histologie des Cortischen Organs in der Gehörschnecke des erwachsenen Menschen. Verhandl. d. anat. Ges. Bonn 1901.

teile gefunden, so daß der Bau der Pfeilerzellen heute als weitgehend aufgeklärt gelten kann.

Aus Zylinderzellen entstanden (Abb. 81—83) zeigen beide Pfeilerzellen, der *Innenpfeiler* wie der *Außenpfeiler*, eine längliche und mit der Basilarmembran verbundene *Fußplatte*, ein schlankes und dünneres *Mittelstück* und einen *Kopfteil*, welcher bei beiden Pfeilerzellen ganz verschieden geformt ist (Abb. 101, 108, 111, 112), und beim *Innenpfeiler* eine *Kopfplatte* und einen *Innenschabel* daran, beim *Außenpfeiler* einen zusammengepreßten Wulst mit *Außenruder* als Verlängerung zeigt. Die *Kerne* der Pfeilerzellen liegen in der Regel im basalen Teil, und zwar einander zugekehrt, manchmal beim Innenpfeiler im Mittelstück, ganz selten in seinem Kopfteil. Ganz selten kann auch beim Menschen der Kern des Außenpfeilers nicht im Bereich des inneren Tunnels, sondern am peripheren Rand der Fußplatte, außen von dem Faserstab des Mittelstückes gelegen sein.

Die länglich zugeschnittenen *Fußplatten* der beiden Pfeilerzellen — diejenige des Innenpfeilers ist schmäler und kürzer — enthalten in ihrem einander abgekehrten Rand je einen konisch zugespitzten und verschieden hohen *Basalkörper*. Ein Charakteristicum des Außenpfeilers, bei dem er von Joseph entdeckt und als ein hornartiges Zellprodukt von besonderer Konsistenz und Härte bezeichnet wurde („äußerer Pfeilereinschluß"), ist er nicht. Er kommt beiden Pfeilerzellen (Abb. 101 und 108) zu und dient der Befestigung des kräftigen *Faserstabes*, dessen fußartig auseinanderweichende Fibrillen mantelartig um ihn herumgefügt sind.

Ist, wie beim Innenpfeiler des Orang-Utan bisweilen ein kleines Fibrillenbündel vom Faserstab abgezweigt, so kommt es auch in seinem Fußstück zur Bildung eines zweiten „Einschlußkegels" (Kolmer 1909).

Dem *Mittelstück* zu, welches beim längeren und schräg nach innen oben geneigten Außenpfeiler besonders dünn und schlank ist und zum Unterschied vom Innenpfeiler mehr aus Stützfibrillen wie aus Protoplasma besteht, konvergieren die Einzelfibrillen zu einem kräftigen *Faserstab*, der einen beim Außenpfeiler runden, beim Innenpfeiler ovalen Querschnitt besitzt und oben sein im Kopfteil inserierendes Fibrillensystem auseinanderstrahlen läßt.

Von den drei verschiedenen Flächen am *Kopf* des *Innenpfeilers* gehört die an der freien Oberfläche gelegene schmale und längsgestreifte *Kopfplatte* der Lamina reticularis an. Ihre Längsseiten sind mit den benachbarten Kopfplatten verkittet, ihre beiden Schmalseiten mit den Rändern der inneren resp. der ersten äußeren Haarzelle. Dicht am äußeren Rand der Kopfplatte liegt das *Diplosom*, und an ihrer Kittmasse inserieren alle von der Basilarmembran her aufsteigenden Fibrillen. Der schmale Innenrand ist dagegen mit einem wechselnd großen konkaven Einschnitt für die innere Haarzelle versehen. Ein wenig tiefer wird dann aus der *axialen Fläche* des Innenpfeilerkopfes der nur kurze und von wenigen Fibrillenzügen ausgesteifte *Innenschabel* abgegliedert, welcher in ganz asymmetrischer Weise (Retzius) bald von einer, bald von zwei Innenpfeilerzellen zusammengesetzt wird und dreieckig zugespitzt, aber bedeckt von der Phalangenplatte der inneren Phalangenzelle in den Zwischenraum zweier inneren Haarzellen hinein vorspringt. Die dritte Fläche des Innenpfeilerkopfes, welche mit dem Kopf des Außenpfeiles verbunden ist und hier mit einem homogenen *Kopfkörper* (ellipsoidischer Einschlußkörper von Schwalbe, Kopfeinschluß von Joseph) versehen ist, erscheint in Ansicht von oben her abgeschrägt (Abb. 101), in Seitenansicht (Abb. 108) dagegen und entsprechend dem ausgewölbten Kopf des Außenpfeiles konkav geformt. In Wirklichkeit sind es zwei schräg gegeneinander geneigte Facetten zweier Innenpfeiler, welche jene einheitliche *Verbindungsfläche* mit dem entsprechend modellierten Außenpfeilerkopf zusammen-

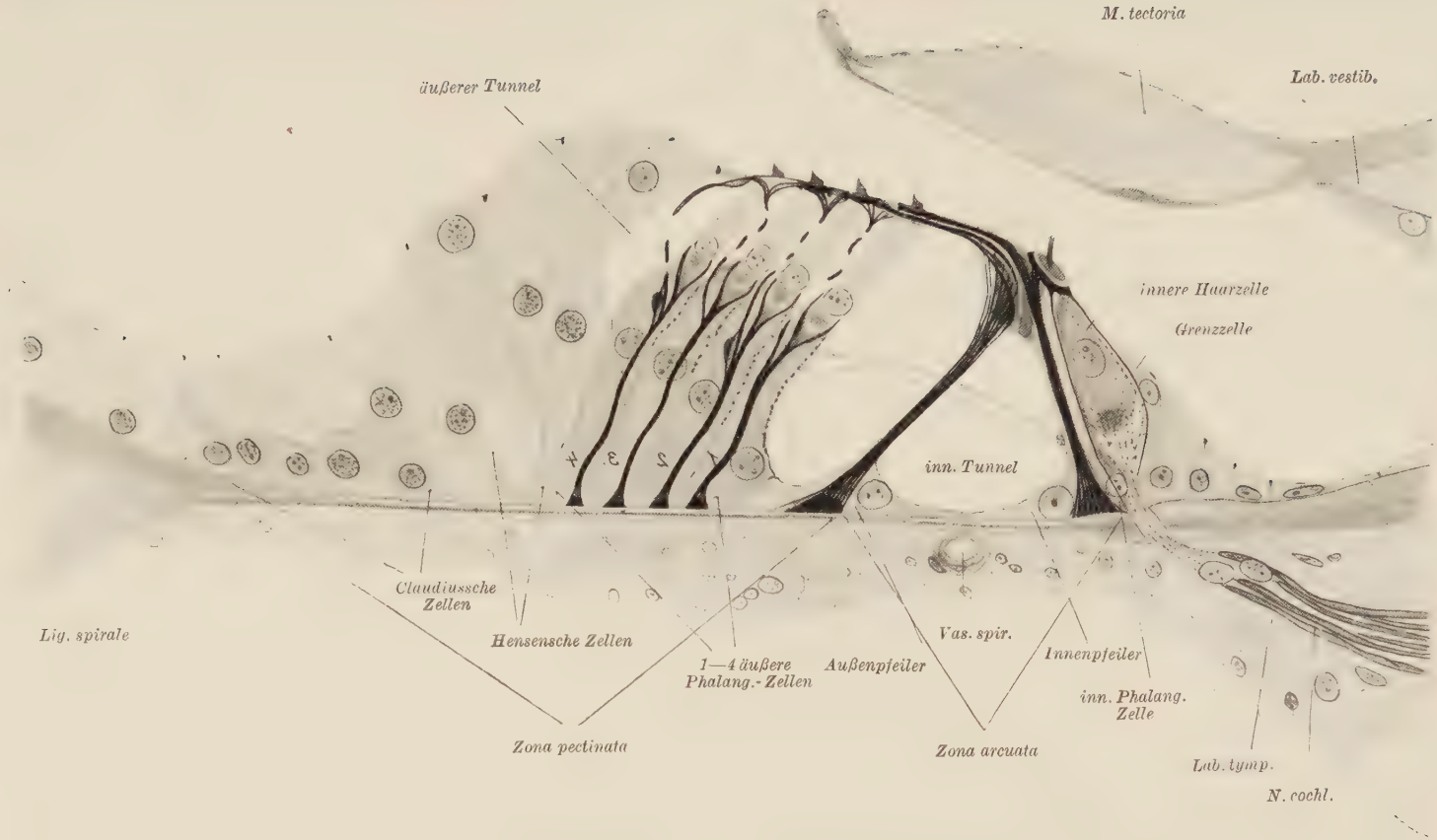


Abb. 108. Cortisches Organ, quer. Mensch. Ende der I. Windung.

setzen und eine modifizierte und deshalb schwach färbbare *Kittsubstanz* tragen, die mit der oberflächlichen Schlußleiste zwischen der ersten äußeren Haarzellenreihe und den Kopfplatten der Innenpfeiler zusammenhängt. Ein Gelenk irgendwelcher Art, wie es hier früher von Waldeyer, Joseph u. a. vermutet worden ist, existiert nicht. Wie alle Epithelzellen sind auch die Pfeilerzellen an ihren freien Seiten miteinander verkittet. Und auf einer solchen und relativ festen Verbindung beruht es, daß beim Isolieren frischer Cortischer Organe die Köpfe beider Zellen fast konstant zusammenhängend bleiben, während die starren Faserstäbe ihrer Mittelstücke zerrissen und zerbrochen sind. An dieser fraglichen Stelle bilden demnach die beiden Pfeilerseiten einen bestimmten Winkel, welcher entsprechend der apikalen Größenzunahme aller Teilgebilde des Cortischen Organs in der Basalwindung (Abb. 108) etwas kleiner ist wie in der Spitzenwindung (Abb. 111).

In drei Fibrillensysteme weicht der *Faserstab* des Innenpfeilers dem Kopf zu auseinander. Das eine strahlt in den Innenschabel ein, um an der Ringfassung der inneren Haarzelle zu inserieren. Das zweite und mächtigste verläuft bogenartig über den Kopfkörper hinweg und durch die Kopfplatte hindurch bis zu dem Schlußleistenring der ersten äußeren Haarzelle, von dem es ebenso wie das erste seinen entwicklungsgeschichtlichen Ursprung genommen hatte (Abb. 81). Ein drittes Fibrillensystem (Abb. 108 und 111) wird bereits beim Übergang des Faserstabes in den Kopf abgegliedert und strahlt in den homogenen Kopfkörper ein, den es zum Teil durchsetzt, um an der Kittsubstanz sich anzuheften, welche Außen- und Innenpfeilerköpfe miteinander verbindet.

Ebenso kompliziert wie bei den Innenpfeilern sind die Köpfe der *Außenpfeiler*. Eng zusammengepreßt sind ihre Seitenflächen (Abb. 101), deren Kittmasse in diejenige an der doppelfacettierten Innenfläche für den Innenpfeilerkopf übergeht. Längs dieser drei Kittflächen breitet sich dann im Innern der *Kopfkörper* aus, ein Widerlager für die Innenpfeilerköpfe, welches in seiner Mitte für die Einlagerung des *Außenruderstabes* ausgespart bleibt, eines den *Außenruder* aussteifenden Fibrillensystems, welches mit seiner ruderartig verbreiterten Endplatte zwischen je zwei äußeren Haarzellen der ersten Reihe hindurch bis zur zweiten sich erstreckt, in deren Ringfassungen alle Fibrillen mit kleinen dreieckigen Verbreiterungen übergehen. Der *Faserstab des Mittelstückes* inseriert mit seinen Fibrillen, die hier auseinanderstrahlen, letzten Endes an allen Kittflächen des Außenpfeilerkopfes einschließlich des Außenruders. Nur finden einige dieser Fibrillen schon in dem homogenen Kopfkörper selber ihr Ende. Beim Menschen biegt ein kleiner Teil des Faserstabes direkt in den Faserstab des Außenruders bogenförmig hinein (v. Spee 1901), welcher sonst in seiner Hauptmasse und bei Hund, Katze, Meerschweinchen, Kaninchen sogar ausschließlich (Held 1902) ein eigenes und kurzes Fibrillensystem des Außenpfeilerkopfes bildet, das nicht basalwärts durchgreift.

Außer ihren Stützfibrillen enthalten die Pfeilerzellen noch in ihrem Protoplasma verschiedene Granula, teils im Umkreis der Kerne, teils im Kopf, insbesondere am Übergang des Mittelstückes in ihn. Eine größere Gruppe solcher Protoplasmakörner findet sich beim Menschen regelmäßiger von der 2. Windung an in einer unter der Kopfplatte des Innenpfeilers gelegenen charakteristischen Anschwellung des Außenruderstabes (Abb. 112).

Phalangenzellen und Grenzzellen (Held).

Unter dem Namen der *Phalangenzellen* sollen hier alle jene Stützzellen zusammengefaßt werden, deren freie und der Lamina reticularis eingefügte *Kopfflächen* zum allergrößten Teil einen phalangenförmigen, an das Bild eines

menschlichen Fingergliedes erinnernden Umriß aufweisen, dessen Mitte von den benachbarten runden Haarzellenköpfen mehr oder weniger zusammengepreßt werden. Nur die letzte Phalangenzelle macht hiervon insofern eine Ausnahme, als ihre Kopfplatte entweder rechteckig (Abb. 101) oder unregelmäßig vier- resp. dreieckig geformt ist (Abb. 112). Die erstere Form, welche für die tierische Cochlea typisch ist, kommt beim Menschen nur in der basalen Windung vor. Mit Ausnahme der äußersten Phalangenzellen sind sonst die Phalangenzellen allgemein dadurch charakterisiert, daß ihre Kopfflächen in strenger Abwechslung mit denjenigen der Haarzellen fortlaufende Reihen bilden. Nach ihrer Stellung im gesamten Stützapparat sind *innere* und *äußere Phalangenzellen* zu unterscheiden.

Abb. 109. *Basale Stützkelche* der äußeren Haarzellen, Anfang der I. Windung. Mensch. Von der axialen Seite her gesehen.

Mit den inneren Phalangenzellen gehören die *Grenzzellen* zusammen, da sie beide erst die Ringfassungen für die inneren Haarzellenköpfe liefern.

Innere Phalangenzelle. Die inneren Phalangenzellen, welche an der axialen Seite der Innenpfeiler eine ihnen eng angepreßte Reihe bilden, sind schlanke, schmale Zellen (Abb. 108, 111), deren kleine und eckige *Fußflächen* dicht an der Eintrittsstelle der Hörnervenfasern, der *Habenula perforata*, stehen (Abb. 101, rechte Hälfte), während ihre *Phalangenplatten* oben in der Lamina reticularis (Abb. 101, linke Hälfte) mit den einander zugekehrten Seitenrändern zweier innerer Haarzellenköpfe durch Schlußleisten verkittet sind. Ihr Protoplasma ist oft fein, oft gröber vakuolisiert und sehr zerreißlich, so daß ihr Zelleib vollständig in netzig verzweigte Fortsätze aufgelöst erscheint, in welchen die eben eingedrungenen nackten Hörnervenfasern eingebettet liegen. Der Kern liegt in der basalen Seite und meistens dicht über der Fußfläche. In den inneren

Phalangenzellen des Menschen ist zum Unterschied von Hund, Katze, Maus, Meerschweinchen ein feiner *Stützfaden* ausgeprägt, welcher an der Kittleiste der Phalangenplatte einfach (Abb. 108) oder gegabelt (Abb. 111) entspringt und basalwärts dicht am inneren Zellrand verläuft, ohne die Grundfläche immer zu erreichen. Befestigt ist die Phalangenplatte an einem entsprechenden Ausschnitt der Innenpfeilerköpfe, unterstützt zugleich an dieser Stelle durch den Innenschabel und sein Fibrillensystem, die aber nur die äußere Hälfte der Phalangenplatte untergreifen. So enthält die an und für sich schwache innere Phalangenzelle ihren besonderen Halt am Innenpfeiler. Ihr *Diplosom* liegt am axialen Rand der Kopfplatte.

Grenzzellen. Den inneren Phalangenzellen gegenüberstehend bilden die ebenfalls schlanken Grenzzellen mit ihren schmalen, quergestellten und ein Diplosom enthaltenden Kopfplatten (Abb. 101, 112) den axialen Grenzrand der ganzen Lamina reticularis. Ihre Kerne liegen bald im unteren Drittel des Zelleibes (Abb. 101, 111), bald im oberen (Abb. 108). Ihre Fußflächen stehen einwärts von der Habenula perforata, so daß der Zelleib um den axialen Umfang der schräg nach oben außen geneigten inneren Haarzelle dicht herumgebogen ist. Auch in ihrem Protoplasma ist mitunter eine schwache Stützfibrille ausgeprägt, die von der Kittleiste am Innenrand der inneren Haarzelle herabzieht.

Geschlossene Epithelzellen sind die Grenzzellen ebensowenig wie die inneren Phalangenzellen. Sie lösen sich in ihrer basalen Hälfte in netzförmig verzweigte Ausläufer auf, welche mit den entsprechenden der ihnen gegenüberliegenden Phalangenzellen jene randschleierartig durchbrochene, protoplasmatische Formation zusammensetzen, in welcher die eben eingedrungenen nackten Hörnervenfäserchen unmittelbar eingebettet liegen. Stellenweise liegt ein vereinzelter Kern in ihr (Abb. 101), welcher weder zu einer Grenzzelle noch zu einer inneren Phalangenzelle gehört, sonst aber einen netzartig aufgelösten geringen Zelleib besitzt. Diese ganze eigentümliche Formation hier, welche früher als eine besondere, vielleicht sogar „nervöse" „Körnerschicht" [Waldeyer[1])] aufgefaßt und dann von Retzius bekämpft wurde, ist demnach in der Hauptsache von den kernhaltigen basalen Anteilen der inneren Phalangenzellen und Grenzzellen aufgebaut (Held 1902), zu welchen jetzt noch beim Menschen die beschriebenen spärlichen *Mittelzellen* hinzukommen würden.

Beide Zellarten, die inneren Phalangenzellen und die Grenzzellen, schließen zusammen einen schmalen, in der Mitte etwas erweiterten Intercellularraum ab, dessen obere Hälfte von den *inneren Haarzellen* ausgefüllt wird, während die untere kleinere Abteilung, in welche die Löcher der Habenula perforata einmünden, die intraepitheliale *Eintrittszone der Hörnervenfäserchen* enthält, welche beim Menschen nicht weniger als vier innerste Spiralplexus (Abb. 101) aus sich hervorgehen lassen, deren intraplasmatisch verankerter Verlauf von den drei beschriebenen Zellarten bestimmt wird.

Äußere Phalangenzellen (*Deiterssche Zellen*). Zum Unterschied von den inneren stehen die äußeren Phalangenzellen in mehreren Reihen hintereinander, in ebensovielen, als es äußere Haarzellen gibt, so daß beim Menschen am Anfang der Basalwindung drei, dann vier und schließlich in der Spitzenwindung fünf solcher Reihen, wenn auch hier zuletzt in unvollständiger Weise ausgeprägt sind. Die äußeren Phalangenzellen, welche von Deiters (1860) entdeckt wurden, stehen mit ihren fünf- oder sechseckig geformten Grundflächen alle peripheriewärts von der Reihe der Außenpfeiler auf dem stärker schwingenden Abschnitt der Basilar-

[1]) Waldeyer, W.: Hörnerv und Schnecke. Strickers Handb. d. Gewebelehre Bd. II. Leipzig 1872.

membran, wohl der Grund dafür, daß sie den eigentümlichsten Stützapparat der äußeren Haarzellen abgeben. Anfänglich eine einfache Zylinderepithelzelle, deren freie Zellfläche erst nach voller Ausrundung der beiden ihr seitlich anliegenden äußeren Haarzellen phalangenförmig erscheint, zeigt die typisch ausgebildete äußere Phalangenzelle außer diesem oberen, der Lamina reticularis eingefügten Kopf (Abb. 101), der *Phalangenplatte* noch einen zweiten, den *unteren Kopf* (Held 1909), welcher erst später aus dem Zelleib herausgehoben und ausgestaltet worden ist, um das basale Ende der äußeren Haarzelle aufzunehmen.

Abb. 110. *Basale Stützkelche* der äußeren Haarzellen, Ende der I. Windung. Mensch.

Ein wenig unterhalb von ihm entspringt aus dem Zelleib mit einem konischen Anfangsstück der bald stielartig verjüngte lange *Phalangenfortsatz*, welcher in schiefer Richtung hinter drei Haarzellen vorbei — derjenige der äußersten Phalangenzelle verläuft mehr gerade und überkreuzt nur eine Haarzelle — zur Lamina reticularis emporsteigt, um dicht unter dem Niveau ihrer Kittleisten zur *Phalangenplatte* anzuschwellen. Das wesentlichste Merkmal des Zelleibes ist ein kräftiger *Faserstab*, welcher mit seinem durch einen homogenen *Basalkörper* verstärkten Fuß der Basilarmembran aufsitzt und nach obenhin, entsprechend den beiden Zellköpfen, in zwei Fibrillensysteme auseinanderweicht, in den langen *Phalangenfaden* und in den kürzeren *basalen Stützkelch*.

Von Nuel (1872) entdeckt und von Retzius (1884) als typisch in der 1. und 2. Deitersschen Zelle nachgewiesen, inseriert der Phalangenfaden oben in der Kopfplatte, wo seine fünf bis sieben Teilfibrillen auseinanderweichen und in die Kittleisten der beiden Schmalseiten mit kleinen dreieckigen Verbreiterungen übergehen. Die Art der Abzweigung des Phalangenfadens ist bei den einzelnen

Zellen etwas verschieden. Bei den beiden ersten Deitersschen Zellen wird er geschlossen abgezweigt, als ein eng zusammengepreßtes Fibrillenbündel, das erst in dem Hals der Phalangenplatte auseinanderstrahlt (v. Spee). Bei der 3. resp. der 4. Deitersschen Zelle biegen seine Einzelfibrillen für sich ab, um bis zur Insertion mehr oder weniger getrennt, gelegentlich auch streckenweise vereinigt zu verlaufen. Verschieden hoch liegt auch die Stelle der Abzweigung, entweder in gleicher Höhe neben dem Kern oder oberhalb (Abb. 108 und 111). Endlich können dem eben abgezweigten Phalangenfaden mannigfach geformte *Anhangskörper* aufsitzen (Abb. 108, 110), vielleicht zum Zweck einer physiologisch wertvollen Belastung. Solche Anhangskörper sind teils völlig homogen, teils körnig beschaffen und wie in der ersten Schneckenwindung des Meerschweinchens reich verzweigt. Nur sind sie hier mehr dem Faserstab als dem Phalangenfaden angehängt, was auch beim Menschen oft der Fall ist (Abb. 110). Kolmer hat sie hakenförmig gekrümmt und nur durch feine Fortsätze mit den Stützfäden verbunden gesehen; bei den Affen sollen sie zum Teil überhaupt nicht mit ihnen zusammenhängen, was für die von Retzius beschriebenen Körnerhaufen sogar allgemein zutrifft.

Basale Stützkelche (Held). Während die leicht S-förmig gebogenen Phalangenfasern die Lam. reticularis unterstützen, sichern die basalen Stützkelche, welche stielartig vom Faserstab abgehen, den basalen Pol der äußeren Haarzelle, der sonst locker beweglich wäre, vor Eigenschwankungen. Die Stützkelche selbst sind ein Charakteristicum des unteren Kopfes, der eine stumpf konische Form hat und entweder kompakt oder stärker granuliert (bei *Lemur* fand Kolmer sogar spezifische Granulationen) beschaffen sein kann und für die Einlassung des unteren Haarzellenendes samt ihren Nervenendfüßen verschieden tief ausgehöhlt ist. In der tierischen Cochlea und in der Basalwindung des Menschen sind die äußeren Haarzellen bis zu ihrem Kern in den bei voller Ausbildung trichterförmig zugespitzten Stützkelch eingelassen, so daß das Haarzellenende den oberen weiten Teil, der basale akustische Nervenendapparat den zugespitzten Teil des Trichters einnehmen, dessen seitlich-axiale Wand für den Eintritt der terminalen Nervenfäserchen rockkragenförmig ausgeschnitten ist. Oft ist der Rand des Trichters und seines Ausschnittes mit einem starken Einfassungsring (Maus) versehen, oft findet sich nur ein schwacher cuticularer Streifen (Mensch, Meerschweinchen, Kaninchen, Hund und Katze), der sich abwärts in eine homogene Substanz zwischen die zum Stiel hin konvergierenden Fibrillen fortsetzt (Abb. 109), in welcher bereits einzelne Fibrillen aufhören. Die meisten Fibrillen inserieren am Trichterrand. Die kräftigsten und gedrungensten Stützkelche und Faserstäbe finden sich beim Menschen am Anfang der basalen Windung. Am Ende derselben (Abb. 110) sind sie bereits etwas dünner und länger geworden, um schließlich in der Spitzenwindung (Abb. 111) zu langen und schlanken Gebilden zu werden, deren Kelche bei weitem nicht mehr so typisch ausgeprägt sind. Sie sind zu dellen- oder muldenförmigen Vertiefungen geworden, in welchen die Zahl der Fibrillen abgenommen hat. Auch kommt es vor, daß eine der Kelchfibrillen zum Phalangenfaden sich verlängert. Kolmer (1909) läßt sogar in der menschlichen Schnecke vom Anfang der 2. Windung an die Kelche zu einem einfachen und durch einige Fibrillen von unten her vorgewölbten „Stützpolster" werden, so daß die Haarzelle gar nicht mehr in den unteren Kopf der Deitersschen Zelle eingelassen ist, ein Verhalten, welches geradezu eine Umkehrung der Verhältnisse bedeuten würde. Auf meinen Präparaten ist es nicht zu sehen.

Die *Variationen der basalen Stützkelche*, welche in der Schnecke des Menschen häufiger sind als bei Tieren, lassen sich in Anomalien der Stellung und der Zu-

sammensetzung einteilen. In der Schnecke der Maus fehlen sie nahezu vollständig. Bei Hund, Katze, Meerschweinchen kommen sie in den oberen Windungen vor.

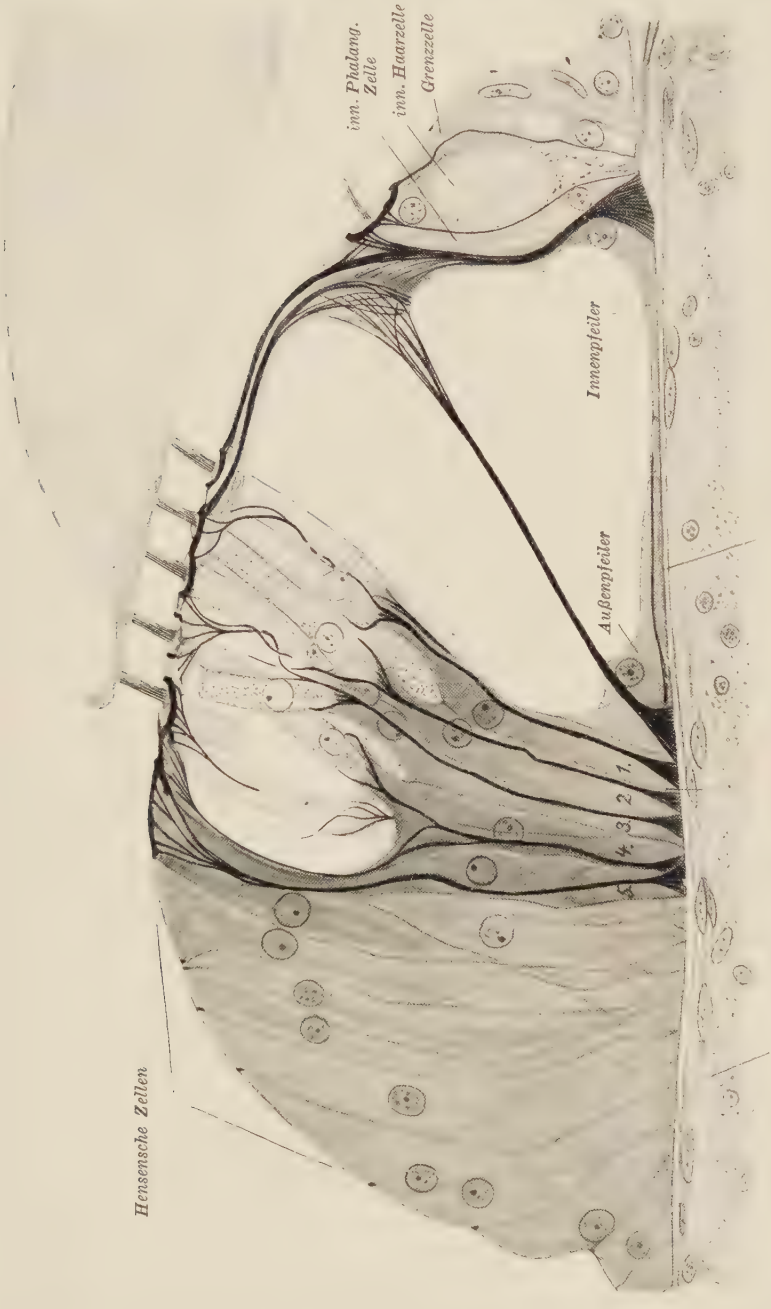


Abb. 111. Cortisches Organ. III. Windung. Mensch (innere Haarzelle stark vakuolisiert).

Beim Menschen sind sie dagegen sogar in der Basalwindung zu finden, die sonst allgemein zu dem am regelmäßigsten gebauten Abschnitt des Gehörorgans gehört. *Stellungsanomalien* sind in der Abb. 110 wiedergegeben: Die Deitersschen Zellen

überkreuzen sich, sehr schief ist der Stiel der Stützkelche zur Seite hin abgebogen und oft in Fibrillen aufgelöst, die sich dann wieder zum Kelch zusammenschließen; oft ist der Faserstab bis untenhin in seine beiden Komponenten, in Phalangenfaden und Stiel des Stützkelches gespalten; oft geht der Phalangenfaden erst am Stützkelch ab; auch kann die Gabelstelle des Faserstabes zersplittert sein, indem entweder der Phalangenfaden mit mehreren Fibrillen vom Stiel des Stützfeldes entspringt oder letzterer vom Phalangenfaden her vervollständigt wird. Erheblichere Variationen betreffen die *Zusammensetzung des Kelches.* Während er in der Norm aus einem einzigen Faserstab hervorgeht, setzen ihn dann mehrere Zellen zusammen (Abb. 110 rechts). Solche Anomalien kommen auch in der Schnecke des Meerschweinchens vor, wo überzählige fibrillenhaltige Seitenarme einer Deitersschen Zellenreihe in die nächste oder sogar in die übernächste hineinreichen, um hier basale Stützkelche zu vervollständigen. Ein entgegengesetzter Typus ist, daß zwei Stützkelche aus dem Faserstab einer Deitersschen Zelle hervorgehen (Abb. 109 rechts). In der Spitzenwindung der menschlichen Schnecke sind derartige Mehrfachbildungen, die auf dichter zusammengedrängte und unregelmäßig gestellte Haarzellen zurückzuführen sind, relativ häufig (Abb. 111). Seltenheiten sind endlich *Hemmungsbildungen*, welche mit Entwicklungsstörungen der Sinneszellen zusammenhängen (Abb. 109). Ist in ihrer Reihe ein Defekt entstanden, so fehlen auch die Stützkelche, während die Phalangenfortsätze der Deitersschen Zellen zur Ausbildung gelangt sind. Die merkwürdig große Zelle der Abb. 109, an welcher mehrere Stützfibrillen in ganz atypischer Weise inserieren, ist offenbar eine in früher Entwicklungszeit ungeteilt gebliebene Stammzelle mehrerer Sinneszellen, so daß oberhalb von ihr eine entsprechende Lücke in der Haarzellenreihe entstanden und unterhalb derselben die typische Differenzierung der Stützkelche ausgeblieben ist, ein deutlicher Hinweis auf die tiefgehende Zusammengehörigkeit von äußerer Haarzelle und ihrem basalen Stützapparat.

Durch mehrere Merkmale unterscheidet sich die *dritte äußere Phalangenzelle* (Abb. 101) von den beiden ihr vorhergehenden, durch ihren schwächeren Stützkelch, durch eine homogenisierte und rechteckige Kopfplatte (von Deiters früher als „Schlußrahmen" bezeichnet) sowie durch den mehr geraden Verlauf des Phalangenfortsatzes, der nur eine Haarzelle überkreuzt und oft in uneinheitlicher Weise mit mehreren Einzelfibrillen tief aus dem Faserstab entspringt, welche sich nicht zu einem Faden vereinigen, sondern für sich und in mehr oder weniger stark nach außen ausgebogener Kurve oben am Außenrand der letzten Haarzellenreihe mit einem verstärkten Kittstreifen inserieren. Da die rechteckigen Kopfplatten dieser Phalangenzellen den Abschluß der *Lamina reticularis externa* bilden, so gleichen sie allgemein den Grenzzellen, welche den entsprechenden Abschluß der einwärts von den Innenpfeilerkopfplatten gelegenen *Lamina reticularis interna* geben, nur daß diese kein bedeutungsvolles Stützfibrillensystem enthalten.

Von der 2. Windung an und gleichzeitig mit dem Auftreten einer vierten äußeren Haarzellenreihe vermehrt sich auch die Zahl der äußeren Phalangenzellen um eine *vierte* Reihe (Abb. 112), zu welcher bald und bis zur Spitzenwindung hin noch eine *fünfte* hinzukommt. Die vollen Merkmale einer äußeren Phalangenzelle besitzen aber beide nicht mehr. Ihre Kopfplatten, die wohl noch starke Kittleisten führen, sind unregelmäßig polygonal und bald dreieckig, bald viereckig geformt. Der äußersten Phalangenzelle ist sogar zum Unterschied von der vorhergehenden eine wesentliche Struktur verlorengegangen, der basale Stützkelch (Abb. 111). Sie führt nur noch den Phalangenfaden, welcher aber bei weitem nicht mehr so stark ausgebogen den äußeren Tunnel mit umschließt und ver-

stärken hilft. Auf die äußeren Phalangenzellen folgen peripherwärts die Hensenschen Zellen, hohe und nicht mehr fibrillär strukturierte Zylinderepithelien, welche den ganzen Wulst des Cortischen Organs, besonders im Bezirk der oberen Windungen noch verbreitern und erhöhen, um ihn dann, im Gegensatz zu seinem ganzen axialen Rand, langsam abfallen zu lassen. Beim Menschen stehen sie in einer Schicht nebeneinander auf der Grundmembran, sind aber nicht immer streng senkrecht auf ihr orientiert, so daß sie oft schief abgeschnitten erscheinen und eine Schichtung vortäuschen, die bei der tierischen Schnecke, dem Meerschweinchen z. B., allerdings vorkommt. Ihre Fußflächen sind kleiner wie ihre

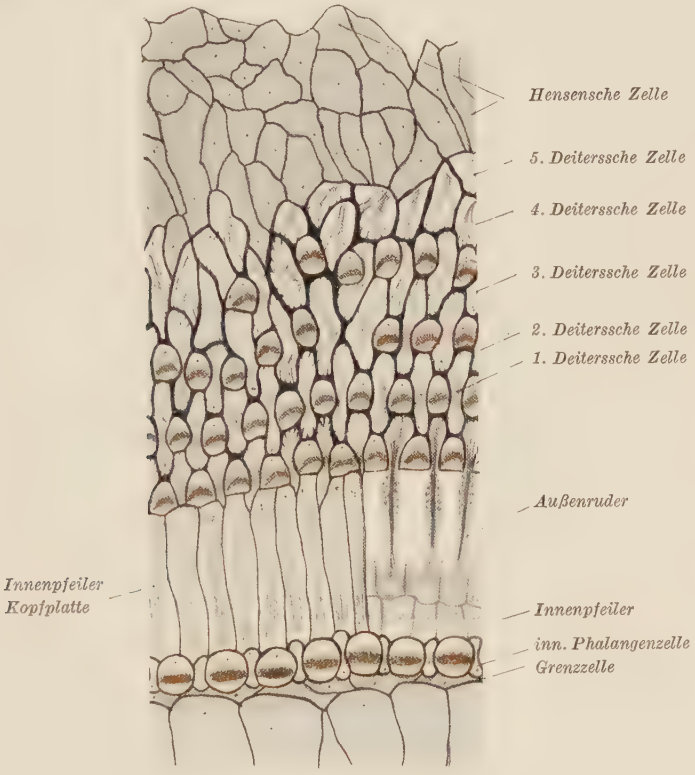


Abb. 112. *Lamina reticularis* der II. Windung. Mensch.

oberen Kopfflächen, von denen diejenige der ersten Hensenschen Zelle im Bereich der Basalwindung in radialer Richtung lang ausgezogen ist und die schon von der dritten Deitersschen Zelle gebildete Decke des äußeren Tunnels mit überwölbt (Abb. 101 und 108). Oft enthalten die Hensenschen Zellen ein körniges gelbes Pigment in den freien Seiten ihres Protoplasmas (Retzius), das sonst noch in ausgedehnterer Weise verdichtet sein kann. Auch feine Fetttröpfchen sind aufgespeichert, welche in den oberen Windungen der Meerschweinchenschnecke zu groben Fetttropfen werden.

Jenseits des Hensenschen Zellenwulstes stehen dann nur noch niedrige und hell erscheinende Zylinderzellen bis zum Ansatz der Basilarmembran am Ligamentum spirale. Gelegentlich ist eine Gruppe kürzerer Zellen (Claudiussche Zellen) ihnen noch eingefügt (Abb. 108).

Architektonik des Stützapparates.

Der faserige Stützapparat, welcher von den Pfeilerzellen und den äußeren Phalangenzellen zusammengesetzt wird, gliedert sich in einen *allgemeinen Tragbogen der Haarzellen*, welcher mit zwei bogenartig gekrümmten Schenkeln auf der Membrana basilaris befestigt ist, die als *innerer Stützbogen* in dem durchgehenden Fibrillensystem der Innenpfeiler und als *äußerer Stützbogen* in den Phalangenfäden der dritten resp. vierten Deitersschen Zellenreihe enthalten sind, und oben in dem Kitt- oder Schlußleistennetz, der sog. *Lamina reticularis* (Koelliker) des Cortischen Organs, *besondere Ringfassungen für die Haarzellenköpfe* enthält (Abb. 113). Diesem allgemeinen Tragbogen sind die herabhängenden Haarzellen mit ihren Köpfen fest eingefügt, und zwar so, daß die *innere Haarzellenreihe* dem *inneren Stützbogen* axial angefügt ist, während die drei resp. vier Reihen *äußerer Haarzellen* an der *schwächeren Mitte* jenes allgemeinen Tragbogens befestigt sind.

Als weitere Stützen für diesen Tragbogen mit seinen Kopffassungen der Haarzellen dienen *besondere Zellen* mit ihren Fasersystemen. Für die *inneren Haarzellen* sind es die *Innenschnäbel* der Innenpfeiler und ihr Fibrillensystem,

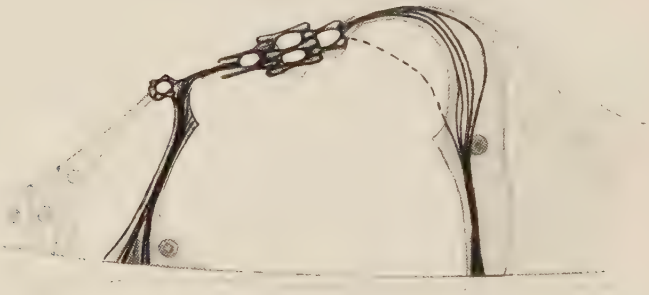


Abb. 113. Schema des *allgemeinen Tragbogens.*

sowie die *inneren Phalangenzellen* und *Grenzzellen*, welche infolge der unmittelbaren Befestigung der Kopffassungen dieser Sinneszellen am Winkel des inneren Stützbogens nur schwach ausgeprägt sind, ebenso wie die spärlichen Stützfibrillen der Innenschnäbel, zumal da noch diese Stelle des inneren Stützbogens durch das schief von unten-außen her eingestemmte Fasersystem der *Außenpfeiler* in mächtiger Weise ausgesteift ist. Als besondere Stützen für die Kopffassungen der *äußeren* Haarzellen können die *Phalangenfortsätze* der beiden ersten Reihen Deitersscher Zellen mit ihren durchgehenden Phalengenfasern sowie die *Außenruder* der *Außenpfeiler* aufgefaßt werden, deren Faserstäbe als *kurze* Systeme zum großen Teil selbständig aus den Köpfen der Außenpfeiler hervorgehen. Erstere bilden ein direkt auf der Basilarmembran befestigtes basales Stützsystem; letzteres ist erst indirekt durch die Faserstäbe der Außenpfeiler von der Grundmembran her getragen. Beim Menschen ist das letztere Stützsystem gemischt, insofern direkte Fibrillen der Faserstäbe der Außenpfeiler in die Außenruder hinein umbiegen. Da die Ebene der Faserstäbe der Außenruder fast rechtwinklig zu der Ebene der Mittelstücke der Außenpfeiler steht, so vermag die ganze miteinander verschränkte Masse von Außenpfeilerfasern im Verein mit den Stützfibrillen der Innenpfeiler eine ausgedehnte Tragwirkung auf die zahlreichen Ringfassungen der Lamina reticularis externa selber auszuüben (Abb. 114).

Von dieser *oberen* Befestigung der Haarzellen verschieden ist ihre *basale Einfügung* in einen besonderen Apparat von Zellen und Fasern. Als *basale Stütze* (auf der Abb. 115 rot gehalten) gelten für die *innere Haarzellenreihe* die unteren Hälften der inneren Phalangenzellen und Grenzzellen, soweit sie den unteren Umfang dieser Sinneszellen angreifen. Wesentlich stärker und durch *besondere Stützkelche* ausgezeichnet sind die basalen Stützeinrichtungen der *äußeren* Haarzellen, welche zusammen mit den Außenpfeilerzellen und dem basalen Schenkel des äußeren Stützbogens auf der stärker schwingenden Zone der Membrana basilaris befestigt sind.

Allgemein erscheinen also die Haarzellen in einer doppelten Weise, am oberen und am unteren Ende gefaßt, dem bei den Schwingungen der Grundmembran folgenden Stützapparat eingefügt. Nur sind die äußeren Haarzellen zum Unterschied von den inneren fester und sicherer zwischen den oberen Ringfassungen ihrer Köpfe und den basalen Stützkelchen ihrer unteren Enden eingesetzt, so daß ihr ganzer Stützapparat einer feinen mechanischen Einrichtung

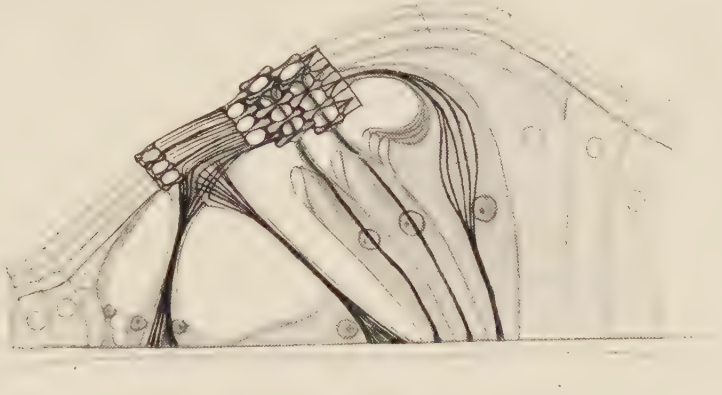


Abb. 114. Schema des *ausgestützten und verstärkten Tragbogens.*

gleicht, welche nicht nur die *Übertragung von Schwingungen der Grundmembran* zu vermitteln, sondern auch in dieser allgemeinen und mitschwingenden Masse von Zellen die empfindlichen Sinneszellen vor *störenden Eigenschwingungen* zu sichern geeignet ist.

Im speziellen müssen noch die basalen Stützen des allgemeinen Tragbogens und ganz besonders die faserreichen, leicht s-förmig gebogenen und ein wenig spiralig aufsteigenden Phalangenfortsätze der Deitersschen Zellen als *federnde Einrichtungen* aufgefaßt werden, dazu bestimmt, eine stärkere Kompression oder Dehnung der äußeren Haarzellen zu verhüten, welche durch ungleich starke Schwingungen der Lamina reticularis und der tiefen Abschnitte des Cortischen Organs entstehen müßten. Überhaupt wird mit einer *federnden Spannung im gesamten Stützapparat* gerechnet werden müssen, welche durch die Bildung zweier entgegengesetzter Faserbogen, ihrer basalen Ausstüzung, der komplizierter verschränkten Menge von Stützfasern, Ringfassungen und Stützkelchen herbeigeführt ist.

Was endlich den *Grad der Befestigung der äußeren Haarzellen* anbetrifft, so kann derselbe nur aus Isolationspräparaten des lebendfrischen Cortischen Organs erschlossen werden. Für eine feste Einfügung der Haarzellenköpfe in ihren Ringfassungen spricht, daß die Haarzellen eher zerbrechen, als daß sie hier oben in der Lamina reticularis gelöst und freigemacht werden können. Und daß die unteren Enden derselben in ihren Stützkelchen gut eingeklemmt sitzen,

geht schon aus der alten Beobachtung von Deiters (1860) hervor, die nur darin geirrt, daß sie den Stützkelch mit seinem Faserstab für einen eigenen Fortsatz der äußeren Haarzellen („Verbindungsstiel") gehalten hat, der sie mit der Basilarmembran verbinden sollte: „Dieser Fortsatz . . . ist in den allermeisten Fällen abgebrochen und sitzt an dem entgegengesetzten Ende fest, mehr oder weniger von der Zelle mitnehmend. Sehr gewöhnlich ist, daß der Fortsatz gerade um den Kern herum abbricht und den den Kern umgebenden Halbbogen mitnimmt. Mit diesem erscheint der Fortsatz einer Art Zange ähnlich." Auch die dann folgende aufklärende und weiterführende Untersuchung von Katz[1]) (1888), welche den „Verbindungsstiel" in die Deiterssche Zelle verlegte und die Deiterssche Zange als ein „zangenbecherförmiges Gebilde" und als einen Anhang des Phalangenfadens hinstellte, läßt an dieser Stelle eine „Verklebung mit geringer Beweglichkeit" vorhanden sein, von deren letzterer allerdings (Held 1902) abgesehen werden muß.

Deckmembran [*Membr. tectoria* (Claudius)], *Membrana Corti* (Kölliker) Abb. 91, 108, 111]. Im allgemeinen betrachtet, stellt die Deckmembran, deren Gestalt und Lage im Ductus cochlearis die Abb. 91 wiedergibt, ein plan-konvexes Band dar, das von Labium vestibulare her, auf dem sein dünnerer Rand befestigt ist, den Sulcus spiralis internus überquert und das Cortische Organ mehr oder weniger dicht bedeckt. Der äußere Rand der M. tectoria reicht bis zur äußersten Haarzelle oder etwas darüber hinaus, der innere Rand hört ungefähr in der Mitte des Labium vestibulare auf oder reicht bis in den Abgangswinkel der Reissnerschen Haut hinein. Am Anfang der 1. Windung gegenüber dem runden Schneckenfenster am schmalsten (80 μ), nimmt die Breite der freischwebenden Zone bis zur Spitzenwindung allmählich zu (192 μ). Die ganze Breite der Deckmembran beträgt beim Menschen am unteren Anfang 240 μ, am Helicotrema der Spitzenwindung 400 μ. Von den individuellen Variationen sei erwähnt, daß bei einem 21jährigen Manne das Anfangsmaß etwas geringer war (64 μ resp. für die ganze Breite 154 μ). Shambaugh (1907), welcher mit Siebenmann und Hardesty die Deckmembran für den Resonator hält, hat beim Schwein die Anfangsbreite auf 35 μ und die Endbreite auf 432 μ bestimmt, eine etwas größere Differenz als beim Menschen. Ihrer physikalischen Beschaffenheit nach ist die M. tectoria ein „weiches und etwas elastisches" Band (Retzius), nach Böttcher ein „hoch elastisches". Hensen hat ihre Konsistenz mit derjenigen der Hirnsubstanz verglichen, in der sich die Enden frisch zerrissener Muskelfasern leicht hineinspießen lassen.

Bereits Corti hat seine Membran in *Zonen* eingeteilt. Seine Untersuchung von 4 Zonen wird jedoch heute nicht mehr vertreten. Die einfachste Einteilung hat Retzius gegeben, der nur 2 Zonen gelten lassen will, die auf dem Labium vestibulare befestigte *innere* und die frei über dem Sulcus spiralis internus liegende und frei über dem Sinnesorgane bis nahe an die äußerste Haarzelle heranschwebende *zweite* Zone. So natürlich auch diese Erscheinung erscheinen mag, sie widerspricht der Entwicklung.

Die heutige Einteilung der Membran in 3 Zonen ist eine entwicklungsgeschichtlich begründete und rührt von Reissner her, und ihr sind Böttcher, Winiwarter[2]), Hensen, Löwenberg[3]) u. a. gefolgt.

[1]) Katz: Beitrag zur Frage über die Verbindung der Cortischen und Deitersschen Zellen des Cortischen Organs und deren Gestalt. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 22. 1888. — Über die Endigung des Nerv. cochleae im Cortischen Organ. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 29. 1896.

[2]) Winiwarter, A. v.: Untersuchungen über die Gehörschnecke der Säugetiere. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien Bd. 61, S. 1. 1870.

[3]) Löwenberg: Beiträge zur Anatomie der Schnecke. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 1. 1864.

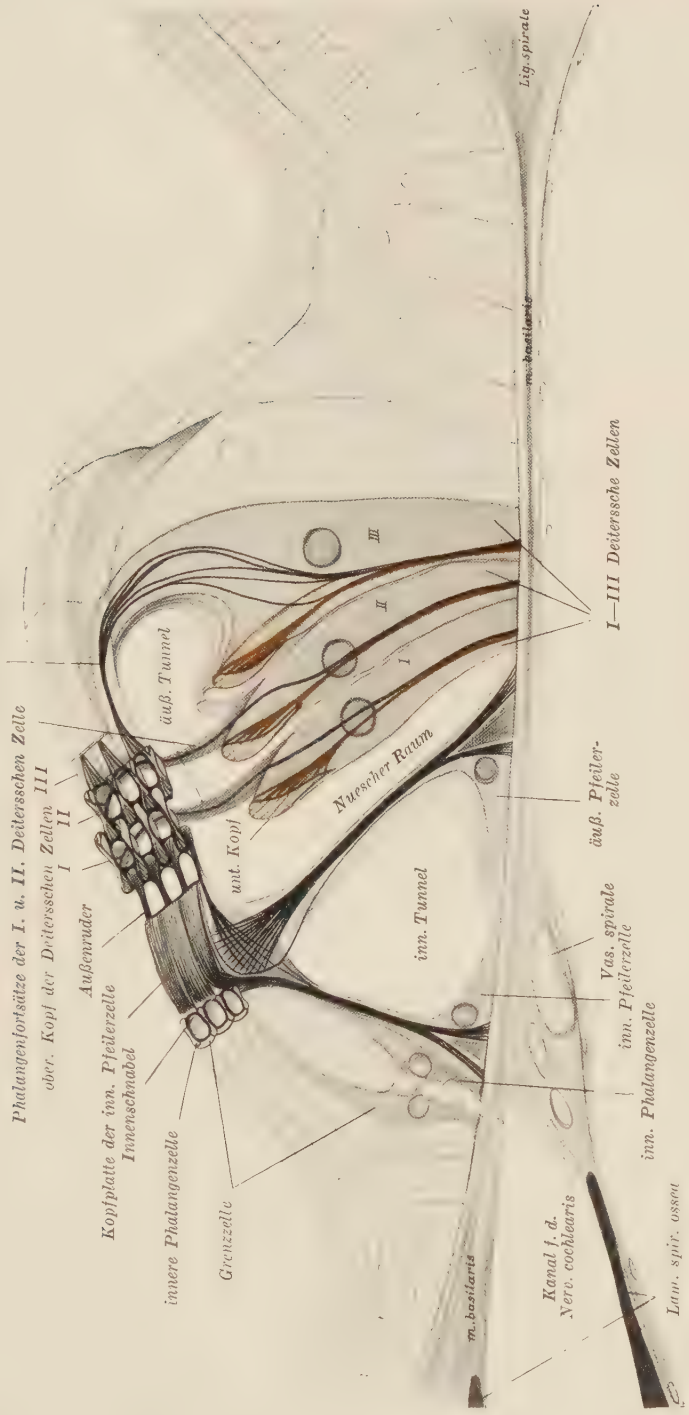


Abb. 115. *Schema des vollständigen Stützapparates.*

Auch die obige entwicklungsgeschichtliche Schilderung (Held 1909) stimmt mit ihr überein, so daß an der erwachsenen Membran eine *Randzone*, *Mittelzone* und *Innenzone* unterschieden werden müssen, von denen allerdings die erste nur noch die Überreste jenes auch den kleinen Epithelwulst mit seinen Haftfasern bedeckenden Decknetzes enthält. In der Hauptsache ist es jenes von Deiters bei jugendlichen Personen entdeckte schmale und unvollständige Zackenwerk (Abb. 116, *Randnetz*), welches bei der tierischen Schnecke, z. B. dem Kaninchen, viel breiter, regelmäßiger und geschlossener bestehen bleibt und von vielen Untersuchern (Hensen, Löwenberg, Böttcher u. a.) immer wieder bestätigt worden ist (Löwenbergsches Randfadennetz). Sehr wechselnd ist auch die Lage des Randnetzes; bald ist es in die Höhe geklappt oder auf den Rücken der Membran umgeschlagen, bald geradlinig ausgestreckt, bald hängen seine Zacken fransenartig herunter, die bei neugeborenen Tieren noch vereinzelte Verbindungen mit den aus dem Abhang des kleinen Epithelwulstes hervorgegangenen Hensenschen Zellen zeigen und später völlig gelöst werden.

Die *Mittelzone* beginnt mit der von Böttcher (1869) beobachteten hyalinen *Randleiste*, die auch das Randnetz zu tragen hat, reicht bis zum Labium vestibulare und zeigt viele Schichten, mehr als bisher bekannt geworden sind. Zu unterscheiden sind beim Menschen die *oberflächliche Deckhaut*, in welcher noch ein besonderes *Decknetz* eingewebt ist, die *Zwischenschicht*, die *fibrilläre Hauptschicht*, die *untere Grenzschicht* und endlich die *homogene Grundschicht*. Die netzig strukturierte Deckhaut überzieht die vestibuläre Oberfläche des M. tectoria, die Grundschicht ihre plane Unterfläche. In der Randleiste treffen alle Schichten ineinander übergehend zusammen (vgl. die Abb. 116, welche die einzelnen Schichten stufenweise im Flächenbild unterscheiden läßt). Die *oberflächliche Deckhaut* ist nur ein feines homogenes Häutchen, aber in seiner ganzen Ausdehnung bis zum axialen Rand der Innenzone hin (Spee) mit einem längsmaschigen *Decknetz* versehen, dessen gröbere Fasern schief radiär verlaufen, nach innen zu immer dünner werden und durch zahlreiche quere oder schräge Verbindungsfäden zusammengehalten werden.

Unmittelbar unter der Deckhaut liegt die *Zwischenschicht*, eine ebenfalls homogene Schicht, in welcher außer stärkeren und blasser färbbaren Fasern (Abb. 108) eigentümliche Streifen und Körner (Abb. 116) verteilt sind. Sie entspricht der Schicht der starken embryonalen Haftfasern, welche diesem Befund nach nahezu vollständig zurückgebildet worden sind.

Die stärkste Schicht ist die *fibrilläre Hauptschicht*. Sie besteht ausschließlich aus zahlreichen und dicht nebeneinander verlaufenden parallelen Fibrillen von großer Feinheit, welche in eine glashelle Zwischensubstanz eingelassen sind. Mit der Richtung des Decknetzes stimmt ihr Verlauf nicht überein; er ist weniger schräg und bildet mit dem Schneckenradius einen Winkel von ca. 45°. Ist die Membrana vestibularis vestibularwärts ausgewölbt, so sind auch alle Fibrillen in der gleichen Richtung gebogen, während sie flach vom Rande her durch das Innere der Hauptschicht verlaufen, sobald die ganze Membran bandartig breit geworden ist. Die halbweiche Konsistenz der Membran dürfte zum großen Teil von dem Wassergehalt der Hauptschicht mit ihrer interfibrillären Substanz resp. von der Durchlässigkeit der Deckhaut und der beiden folgenden Schichten abhängen.

Unter den Fibrillen liegt unmittelbar, so daß sie aus ihr emporzusteigen scheinen, die *untere Grenzschicht*, in welcher so wie in der homogenen Zwischenschicht intensiv färbbare Fäden verlaufen, die aber länger und in der Nähe der Randleiste kräftiger sind und gelegentlich sich hier netzig verbinden.

Etwas tiefer folgt dann eine sehr enge retikuläre Substanz, die nur blaß färbbar ist und im Bereich des äußeren Drittels der Mittelzone größere Lücken aufweist.

Die letzte Schicht ist die *homogene Grundschicht*, welche die retikuläre Grenzschicht bedeckt und damit die ganze Membran an ihrer Unterfläche ab-

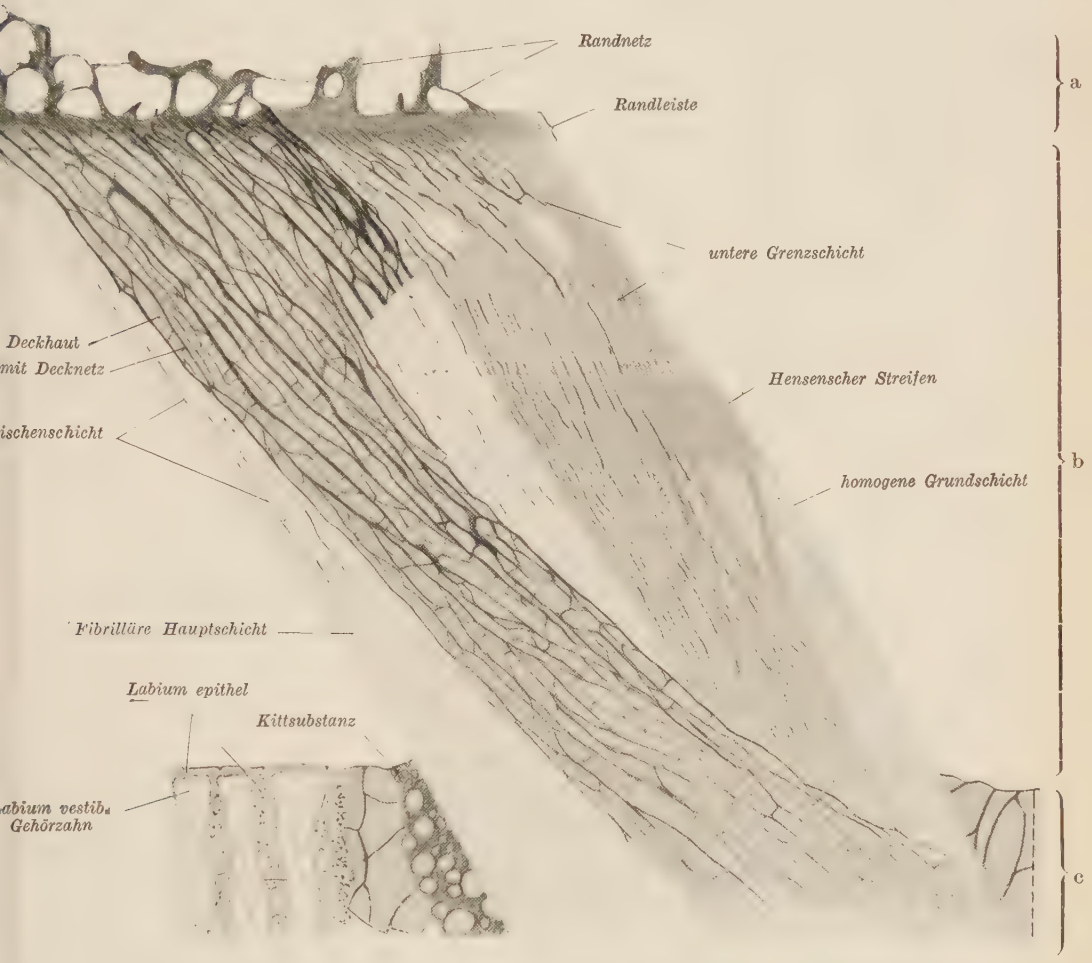


Abb. 116. Struktur der *Membrana tectoria*. II. Windung. Mensch. Flächenbild. a Randzone. b Mittelzone. c Innenzone.

schließt. Ihr eingewebt ist der Hensensche Streifen, eine einfache Verdickung der homogenen Substanz, welche Shambaugh als hyalin bezeichnet hat, zum Unterschied von Hardesty, der sie aus verkreuzten Fäserchen bestehen läßt. Scharfe Ränder hat der Hensensche Streifen nicht überall. Wie Abb. 116 zeigt, löst sich ein axialer Rand in lange und baumförmig verzweigte Ausläufer auf, die untereinander netzartig zusammenhängen und wie die Streifen selbst innerhalb der Grundschicht verlaufen. Eine konstante Bildung ist der Hensensche Streifen nicht. Beim Menschen vorhanden, fehlt er gelegentlich der tierischen Schnecke.

Die *Innenzone*, welche am Rand des Labium vestibulare beginnt und dasselbe verschieden weit axialwärts bedeckt (Abb. 91, 116), führt unter zunehmender Verdünnung alle Schichten der Mittelzone weiter, wobei jedoch die fibrilläre Hauptschicht ärmer an interfibrillärer Substanz wird und das Decknetz sich verfeinert. Nach Löwenberg sollte das Decknetz nur die äußere Hälfte der Mittelzone bedecken. In Wirklichkeit reicht es, wie Spee nachgewiesen, über die ganze Membran hinweg, bis zu ihrem Innenrand, der gelegentlich streifenartig verdickt sein kann.

Von Interesse ist noch die Art und Weise, wie die Innenzone auf dem Labium vestibulare befestigt ist. Daß sie wie in spät embroynaler Zeit direkt mit dem Epithel desselben durch ihre Fibrillen zusammenhängt, kann in der Folgezeit nicht mehr nachgewiesen werden. Beim Erwachsenen ist zwischen der Membran und den verbreiterten Zellflächen der reihenweise zwischen die „Gehörzähne"

Abb. 117. *Äquilibrationsstellung der Membr. tectoria.* Meerschwein.

versenkten und stark an ihrer Oberfläche granulierten Epithelzellen, deren Schlußleistennetz die Abb. 116 rechts und links von der Membran wiedergibt, eine vakuolisierte *Kittsubstanz* aufgetreten, welche nur als ein epitheliales Produkt aufgefaßt werden kann. Insofern ist die Innenzone der Membran die Befestigungszone. Nur hat das Labiumepithel mehr zu bedeuten, als nur die Membrana tectoria festzuhalten. Es wird auch den Stoffwechsel derselben zu besorgen und zu regulieren haben, da es in dem gefäßhaltigen und an verästelten Zellen reichen Bindegewebe das Labium vestibulare so eigentümlich eingelassen ist. Zellausläufer, die wie bei den Vögeln in die Substanz der Membrana tectoria hineinreichen, fehlen den Säugetieren.

Welche Lage über dem Cortischen Organ die Deckmembran im lebenden Zustand einnimmt, ist unbekannt. Auf dem Fixierungsbild erscheint sie in wechselnder Weise bald von der Sinnesfläche deutlich abgehoben, bald die Spitzen der Sinneshaare dicht berührend, bald kollabiert, so daß sie die Sinneshaare mehr oder weniger stark zusammengeknickt hat. Demnach sind 3 Stellungsarten zu unterscheiden: 1. die *abgehobene* Form (Abb. 91), 2. die *Äquilibrationsstellung* (Abb. 117, 111) und 3. die *kollabierte* Form (Abb. 118). Die erstere, die häufigste, ist wohl sicherlich ein Artefakt, die letztere eine Folge von hochgradigster Wasserentziehung, die Wittmaack experimentell durch eine Durchspülung der Blut-

gefäße des Ohrlabyrinths mit hypertonischen Flüssigkeiten regelmäßiger hervorrufen konnte, zum Unterschied von der geblähten und stark aufgewölbten Form, die sich bei einer der Fixierung vorhergeschickten Durchspülung der Gefäße mit destilliertem Wasser einstellte.

Welche biologischen Faktoren die *Äquilibrationsstellung* bedingen, ist unbekannt geblieben. Wahrscheinlich ist sie es, welche die Funktionsstellung bedeutet, weil bei ihr die elastischen Sinneshaare die vollkommenste, dem Bild lebendfrisch isolierter Haarzellen entsprechende Haltung einnehmen, bereit jedem Ausschlag nach der einen oder anderen Richtung hin zu folgen. Die Art der Beziehung zwischen den Sinneshaaren und der Membrana tectoria festzustellen, ist dann ein Problem für sich. Gegen eine einfache Berührung hat sich Shambaugh ausgesprochen, weil er eine arkadenförmig geschrumpfte Deckmembran gefunden, bei der die Fußpunkte der Arkaden mit den Spitzen der Sinneshaare verbunden waren. Wittmaack, der solche Arkadenbilder von neuem dargestellt hat, will sogar an diesen Stellen die Sinneshaare in die Fibrillenschicht

Abb. 118. *Kollabierte Form der M. tectoria* und *geknickte Sinneshaare.* Meerschwein.

der Membran, nach einer späteren und korrigierten Auffassung nur noch in die homogene Grundschicht übergehend gefunden haben, wofür aber exakte Beweise fehlen (Held 1924). Aber es ist nicht ausgeschlossen, und dadurch würden die Bilder von Shambaugh und Wittmaack — vorausgesetzt, daß eine künstliche Verklebung ausgeschlossen ist — am besten erklärbar werden, wenn die *Endknöpfchen der Sinneshaare*, so wie diese untereinander, auch mit der homogenen Grundschicht durch eine äußerst feine Kittmasse verbunden wären. Zweifelhaft ist es weiter, ob die Membran auf- oder abwärts federt. Wenn dem so häufigen Bild der abgehobenen Membran nach zu urteilen mit einer gewissen Aufwärtsfederung der Cortischen Membran zu rechnen ist, so wäre die allgemeinste Beziehung der Deckmembran zu den Sinneszellen nicht die einer Belastung, sondern eines Zuges an den reizempfindlichen Sinneshaaren, der den von Magnus vor kurzem bei den Sinnesstellen des Nervus vestibularis nachgewiesenen Einrichtungen vergleichbar ist, aber hier bei der Schnecke nicht als Erregung, sondern als größte *Funktionsbereitschaft* aufgefaßt werden müßte.

Von der Membrana tectoria ist wiederholt angegeben worden, zuerst von Deiters, Henle und Löwenberg, zuletzt von Barth und Dupuis, daß der äußere Rand in Wirklichkeit gar nicht frei, sondern an der äußeren Wand neben der Prominentia spiralis oder höher oben befestigt sei an der Stelle, wo Deiters

und Henle Bruchstücke einer „Cuticularausscheidung" gesehen haben wollen. Auch ist gemeint worden, als man das Decknetz nur bis auf die äußere Hälfte der Mittelzone verfolgen konnte, daß dasselbe ein am Epithel des Lig. spir. abgerissener und künstlich zurückgeklappter Teil des Löwenbergschen Randfadennetzes sei. Alle diese Vorstellungen und Angaben sind heute genau so unhaltbar wie damals, als Hensen gegen sie aufgetreten ist. Sie widersprechen direkt der Entwicklung. Auch reicht das Decknetz, wie später gezeigt wurde, über den ganzen Rücken der Membran hinüber bis zum inneren Rand auf dem Labium vestibulare. Eine andere Frage ist es dagegen, ob das Randnetz noch so wie bei neugeborenen Tieren an dem Hensenschen Zellenwulst befestigt ist, wie dies Kishi[1]) behauptet hat. Hiergegen ist zu sagen, daß, wenn dies wirklich zutreffen sollte, es regelmäßig oder wenigstens öfter gefunden werden müßte. Die Angaben von Kishi haben sich bisher nicht bestätigen lassen, trotz der vorgeschrittenen Untersuchungstechnik. Allen diesen Meinungen, von Deiters an bis Kishi, liegt vielleicht unbewußt die Vorstellung zugrunde, daß die Deckmembran, um gut ausgestreckt zu sein und wirken zu können, an beiden Rändern befestigt sein muß. Diese Idee hat gewiß ihre Berechtigung, darf aber nicht tendenziös werden. Warum soll die Membrana tectoria nicht ihren Halt in sich selber haben? Untersucht man die frisch herausgenommene Membran, so zeigt sich ihre Unterfläche härter und steifer wie ihre obere Seite, wofür der Grund in der homogenen Grundschicht zu suchen ist, welche unmittelbar vor der Ablösung der Membran von ihrem epithelialen Mutterboden ausgebildet worden ist und alle Fibrillen der Hauptschicht der Membran in ihrer ursprünglichen Ordnung dauernd zusammenhält. Die Grundschicht ist demnach als eine feine Platte aufzufassen, welche an der Haltung der Membran wesentlich beteiligt ist. Hinzu kommt der Turgor mit seiner mehr oder weniger starken Aufblähung der Membran, welcher alle Fibrillen bogenförmig von der Grundschicht bis zur Befestigung auf dem Labium vestibulare ausgespannt erhält. Vielleicht sind alle diese Faktoren nicht sehr auffällig, aber sie dürften groß genug sein, um die von der Endolymphe umspülte und von ihr getragene Membran in einer Weise ausgestreckt zu halten, daß sie die Sinneshaare berührt, ohne sie zu belasten.

VIII. Bau und Theorie des Gehörorgans.

Von Anfang an und immer von neuem hat das anatomische Bild des Gehörorgans mit seinen immer zahlreicher werdenden und so ausgeprägten Verschiedenheiten alle Beobachter angetrieben, es auf seine physiologische Bedeutung hin zu prüfen und zu zerlegen. Kaum hatte Corti das Sinnesorgan gefunden, so wurden auch schon seine eben entdeckten Teilgebilde daraufhin angesehen, ob sie besonders geeignet seien, von den Schallwellen erregt zu werden und ihre Mitschwingungen dem Hörnerven zu übertragen, den Corti selber, allerdings noch im Periost des Labium tympanicum, frei aufhören ließ. Da zeigte Kölliker (1854), daß die äußerst fein verschmälerten Hörnervenfasern „durch die Löcher der Habenula perforata in die vermeintliche Scala vestibuli treten, gerade da, wo die inneren Cortischen Fasern beginnen", eine Beobachtung, die nicht nur ihn vermuten ließ, daß die Cortischen Fasern — die heutigen Pfeilerzellen — die „eigentümlich gebauten Enden des Schneckennerven" darstellten, sondern auch Helmholtz[2]) (1862) so sehr bewegte, daß er diesen Gebilden als den „relativ

[1]) Kishi: Über die Cortische Membran und Tonempfindung. Mitt. d. med. Ges. Tokio Bd. 19. 1905. — Kishi: Cortische Membran und Tonempfindungstheorie. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 116. 1907.

[2]) Helmholtz: Die Lehre von den Tonempfindungen. Braunschweig 1862.

festesten" und von „feinsten Ausläufern von Nervenfasern mit zugehörigen Nervenzellen umsponnenen" Teilen des ganzen Organs auch noch eine „verschiedene Festigkeit und Spannung" und dementsprechend auch eine „verschiedene Abstimmung" zuschrieb. Jene Aufstellung Köllikers hat sich bald, wie er selbst schreibt, als irrtümlich erwiesen, die Helmholtzsche Resonatorentheorie ist die Fundamentaltheorie des Gehörgangs geworden und bis heute geblieben. Nur sollten bald andere Resonatoren an den Platz der ursprünglichen treten. Als Hensen (1863) seine die frühere Angabe von M. Schultze (1858) über den Eintritt der Hörnervenfäserchen in den Ductus cochlearis vervollständigende Beobachtung mitteilte, daß dieselben wahrscheinlich bis zur Deitersschen „Stäbchenzelle" — der heutigen Haarzelle — verliefen und zugleich angab, daß die Basilarmembran als der schwingungsfähige Teil der Lam. spiralis membranacea „ihre für die kürzesten Schallwellen bestimmte Radix genau vor dem runden Fenster" besitze und von hier an bis zum Ende des Schneckenkanals kontinuierlich um das Zwölffache ihrer Breite zunähme, so daß sie abschnittsweise „durch, ihren Breitenverhältnissen entsprechende, Töne in Transversalschwingungen kommen" und die Papille in entsprechende Bewegungen versetzen müsse, und alsdann weiterhin Hasse (1867) aus dem Fehlen der Cortischen Fasern und Bögen bei den Vögeln und Amphibien „ihre Unwichtigkeit in betreff des Zustandekommens der Gehörempfindungen" überzeugend nachwies, da übertrug Helmholtz in Übereinstimmung mit Hensen seine Ansicht von den Cortischen Bögen auf die *Radialfasern der Membrana basilaris*, um sie als ein „System von gespannten Saiten" zu bezeichnen, welche überall dort „in Mitschwingungen versetzt würden", wo der Eigenton der gespannten und mit den verschiedenen Anhangsgebilden belasteten Radialfasern dem erregenden Ton am nächsten entspricht. Die Cortischen Pfeilerzellen erhielten nun die „Nebenrolle in den Leistungen der Schnecke" zugewiesen, als relativ feste Gebilde die Schwingungen der Grundmembran auf abgegrenzte enge Bezirke des oberen Teiles des relativ dicken Nervenwulstes besser zu übertragen, als dies durch unmittelbare Mitteilung der Schwingungen von der Grundmembran durch die weiche Masse dieses Wulstes hindurch geschehen würde, zumal da die Haarzellen noch durch die „steifen Faserzüge der Membrana reticularis" mit den Cortischen Bögen verbunden seien. „Bei den Vögeln dagegen bilden die härchentragenden Zellen eine dünne Schicht auf der Grundmembran, welche abgegrenzte Schwingungen derselben leicht aufnehmen wird, ohne sie allzu weit nach den Seiten hin mitzuteilen".

Vergleicht man das, was heute über die nervösen und mechanischen Einrichtungen der Papilla acustica basilaris der Säuger wie der Vögel seit damals gefunden worden ist, als Helmholtz seine Auffassung von der Bedeutung der anatomischen Teilgebilde des Gehörorgans schrieb, so können — vorausgesetzt, daß die Grundanschauung seiner Theorie von der Hauptrolle der Basilarmembran als eines die Klänge zerlegenden vielstimmigen Resonators richtig ist — alle die neuen Beobachtungen als eine weitgehende Vertiefung derselben gelten. Der allgemeine Tragbogen der Haarzellen, seine Ausstützung und Verstärkung, die basalen Stützkelche der Haarzellen, die Ringfassungen der Membrana reticularis für die die Sinneshaare tragenden Köpfe der Haarzellen usw. bilden den nur noch anschaulicher gewordenen *Übertragungsapparat* der Schwingungen der Grundmembran auf die mit den Hörnervenfasern verbundenen Sinneszellen. Und von der Vogelcochlea wäre hinzuzufügen, daß nicht eine dünne Schicht von Haarzellen direkt die Schwingungen der Grundmembran aufnimmt, sondern daß es auch hier besondere und mit den Sinneszellen alternierend angeordnete Stützzellen sind, welche dieselben tragen und weit genug

von der Grundmembran entfernt halten, so daß sie nicht direkt von ihren Schwingungen getroffen werden können, ebensowenig wie in dem Cortischen Organ der Säuger.

Die *Sinneszelle* selbst wird nun nach Hensen dadurch erregt, daß bei den von der Grundmembran her erfolgenden Bewegungen der Papilla acustica bas. die „Stäbchen lockerer oder fester (zuerst bei der äußeren Zelle?) gegen die Masse der Cortischen Membran gepreßt werden", welche von den Schwingungen der Basilarmembran nicht berührt werden kann, da sie nur auf denjenigen Zellen ruht, die sich auf die Lamina ossea stützen. Mit den Stäbchen aber sei die Endplatte fest verbunden, die wiederum so selbständig gegenüber ihrer Zelle sei, daß sie beim frischen Isolieren samt ihrem Stäbchenbesatz in der Lamina reticularis zurückbleibt, während die Zelle selber „sich leicht und scheinbar intakt loslöse" und deshalb auf den Inhalt der Zelle einen Druck auszuüben vermöge. „Ist nun die Cortische Stäbchenzelle eine Endganglie, so ist zuzugeben, daß die *wechselnde Spannung ihres Inhaltes zu einer Empfindung Anlaß geben kann.*"

Gegen die Hensensche Anstoßtheorie und ihre anatomische Daten ist zunächst zu sagen, daß weder die Haarzelle eine „Endganglie" oder sensible Nervenzelle ist, noch daß ihre End- oder Haarplatte eine derartige Selbständigkeit besitzt, wie es die Theorie erfordert. Nicht die Haarplatte, sondern die Membran der Haarzelle ist an ihrem Rand mit dem Schlußleistennetz verbunden, und was beim Isolieren dort zurückbleibt, ist nicht die reine Endplatte, sondern das obere Stück der Zelle, von dem das größere untere Stück nur abgebrochen ist. Aber auch sonst ist der ganze fragliche Vorgang nicht scharf genug analysiert.

Die *Mechanik der Sinneshaare*, die nach Hensen stempelartig gegen die Unterfläche der Cortischen Membran angedrückt und wieder abgehoben werden sollen, spielt sich nach ter Kuile[1]) (1900) ganz anders ab. Gleichzeitig mit der Basilarmembran schwingt auch die Cortische Membran. Und da der Pfeilerapparat auf dem schwächer schwingenden axialen Anfangsteil der Basilarmembran steht, die gewissermaßen um den Fuß des Innenpfeilers als Drehpunkt herumschwingt, so muß sich bei der Abwärtsbewegung der Basilarmembran der Pfeilerapparat und die mit ihm verbundene Lamina reticularis mit ihren Sinneshaaren von dem Labium vestibulare etwas entfernen, während die Cortische Membran es nicht tut, sondern um ihn als Mittelpunkt sich bewegt. Beide Flächen, die Unterfläche der Deckmembran und die von der Grundmembran her bewegte Sinnesfläche, *verschieben* sich also in *radiärer* Richtung zueinander, so daß die Sinneshaare, welche mit ihren Spitzen in der Deckmembran festsitzen sollen, hin und her gezerrt werden und dadurch die Haarzelle erregen. Für die *Sinneshaare* gestalten sich demnach die Transversalschwingungen der Grundmembran zu *Gleitbewegungen an der Unterfläche der Deckmembran*, welche bei der Aufwärtsbewegung ein wenig nach innen und für die Abwärtsbewegung ein wenig nach außen erfolgen. So wird die Schallschwingung in eine *Radialoszillation des Sinneshaarbüschels* transformiert, und die Haarzelle mechanisch erregt. Und gleichviel, ob die für das Hin- und Hergleiten so geeigneten Endknöpfchen der Sinneshaare mit der für diesen Prozeß etwas härter beschaffenen Unterfläche der Deckmembran verkittet sind oder nicht — von der irrtümlichen Angabe ter Kuiles über das Eingelassensein der Sinneshaarspitzen in der Deckmembran kann keine Rede sein —, es wird auch bei der letzten Möglichkeit, die Capillar-

[1]) Kuile, E. ter: Die Übertragung der Energie von der Grundmembran auf die Haarzellen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 79. 1900.

attraktion so kleiner Gebilde wie es die Sinneshaarbüschel sind, in der viscösen Flüssigkeit der Endolymphe so groß an der Unterfläche der Membrana tectoria ausfallen müssen, daß sie, wenn auch nur verklebt, so doch fest genug an ihr gleiten und schleifen müssen, so fest wahrscheinlich, daß die Radialoszillation mit einer Ein- und Ausbiegung des Sinneshaarbüschels verknüpft ist, die in der gleichen Richtung sich abspielt. Wie groß die Elastizität des Sinneshaarbüschels eingeschätzt werden muß, ist schwer zu sagen. Aber als ein deutlicher Hinweis darauf, daß sie jener mechanischen Beanspruchung gewachsen ist, kann es angesehen werden, daß alle Einzelhaare nicht nur miteinander durch eine Zwischensubstanz verbunden sind, sondern daß auch — und dieser Umstand ist mechanisch besonders wichtig und nützlich — die Reihen der Sinneshaare oder Stäbchen nach innen zu immer kürzer werden, wodurch die Festigkeit des ganzen und einheitlich beanspruchten Außenapparates der Sinneszellen erheblich erhöht werden muß. Die *Radialoszillation des Stäbchenapparates* erregt die Haarzelle, in deren Zelleib sie sich längs der basalwärts verlaufenden Fasereinlage als der Fortsetzung der Einzelhaare oder Stäbchen durch die Haarplatte hindurch sich fortpflanzt, um hier indirekt dem Neurofibrillengitter sich rhythmisch mitzuteilen, mit dem letzten Endes die Hörnervenfaser und ihre Fibrillen zusammenhängen. TER KUILES Meinung, daß der mit dem Nerven verbundene „Spiralkörper" der Haarzelle „bei der Hin- und Herzerrung der Härchen" rhythmisch „angezogen und wieder relaviert" werde, wodurch die „Gehörserregung" der „Tastererregung analog" erscheine, kann den neueren Befunden von der Haarzellenstruktur gegenüber nicht aufrechterhalten werden.

Eine ganz andere Auffassung erblickt den Angriffsort der Schallwellen oberhalb der Sinnesfläche. Nicht die Basilarmembran, sondern die CORTIsche *Deckmembran* ist der Aufnahmeapparat, welcher direkt dem Sinnesapparat, auf dem er ruht, seine Bewegungsform aufzwingt. SIEBENMANN, SHAMBAUGH, HARDESTY[1]) vertreten heute diese Auffassung, welche auf HASSE zurückgeht, der sie für das Gehörorgan der Vögel ausgesprochen hat. Die Membrana tectoria ist es nach ihm, welche zuerst von den Wellen im Canalis cochlearis getroffen wird, ganz abgesehen davon, daß sie ebenso wie die Membrana basilaris von Anfang bis Ende allmählich an Breite zunimmt. „Allerdings ist es eine Membran, die nicht straff angespannt ist, auch nicht die Elastizität besitzt wie die Basilarmembran, sondern es ist ein Körper von festflüssiger Form. Dennoch glaube ich, daß dies für die Schwingungen irrelevant ist, im Gegenteil kann eine solche Membran leichter in Schwingungen versetzt werden, wie eine vollkommen elastische. Die feinsten Modifikationen der Wellen spiegeln sich mit größerer Leichtigkeit in einem weniger festen Körper ab, und darauf kommt es ja vor allen Dingen an, daß auch die geringste Änderung der Wellenbewegungen ungetrübt den Nervenendigungen zur Perzeption gebracht werde". Je nach der Form, Größe und Intensität der Schallwellen soll die Membran „in verschiedener Weise und mit verschiedener Kraft" in Schwingung versetzt werden und übereinstimmend mit ihr der Stächenapparat aller der Sinneszellen, „deren Zahl bis zur Lagena hin auf dieselbe Weise wie die Membrana tectoria zunimmt". SIEBENMANN (1897) hat hinzugefügt, daß die „Differenzierung der Töne" nicht nur von der ungleichen und nach der Schneckenspitze um mehr als die Hälfte zunehmenden Breite der Membran, sondern auch von sonstigen regionären Unterschieden abhängig sei. Auch SHAMBAUGH (1907) betont die verschiedene Breitendimension der Deckmembran. Sein Hauptargument ist, daß die Spitzen der Sinneshaare mit der Membranunterfläche irgendwie verbunden sind, so daß

[1]) HARDESTY: On the nature of the tectorial membran and its probable role in the anatomy of hearing. Americ. journ. of anat. Bd. 8. 1908.

diese nicht direkt von den Wellen der Endolymphe, sondern nur durch ein Zusammenwirken mit ihr erregt werden können, welche „äußerst zart, halb gelatinös und von einem spezifischen Gewicht nahezu gleich dem der Endolymphe" sei. Die Basilarmembran könne der Resonator nicht sein. Denn sie fehle oft in der Schweineschnecke am unteren Ende der Basalwindung, obgleich noch das Cortische Organ vorhanden. Auch werde sie statt dünner dicker, so daß ihre Rolle als Saitenresonator verlorengehe. Die M. tectoria allein übertrage die Tonreize, abgestimmt auf die höchsten Töne dort, wo sie nur 35 μ breit ist, während die nächsttieferen Töne einen größeren Bezirk von ihr in Schwingungen versetzten. Die tiefsten Töne endlich bewegten die M. tectoria in ihrer ganzen Länge. Shambaugh hat gemeint, daß seine Befunde, insbesondere die des Hauptargumentes mit der Helmholtzschen Theorie vereinbar sein, mit der Ewaldschen dagegen nicht, eine Inkonsequenz, wie die zuletzt von ihm geäußerte Ansicht über die Wirkungsweise der tiefsten Töne auf die Deckmembran ohne weiteres erkennen läßt. Von einer solchen ist Hardesty (1908) frei geblieben, welcher für die wahrscheinliche Rolle der M. tectoria als einer *Telephonmembran* eingetreten ist, deren Natur für die Erklärung der Wirkungsweise des Gehörorgans ja in den Arbeiten von Rinne (1865), Voltolini (1885), Rutherford (1888), A. Waller (1891), M. Meyer (1898), ter Kuile (1900) und besonders von R. Ewald[1]) (1899) vielfach, wenn auch nicht in übereinstimmender Weise, herangezogen worden ist.

Ob die *Resonatorentheorie* (Helmholtz) oder die ihr gegenüberstehende *Schallbildertheorie* (R. Ewald) den Einrichtungen des Gehörorgans am meisten entspricht, soll hier nicht diskutiert werden. Vor der ersteren steht ja heute die Schallbildertheorie, wenigstens insofern, als sie an dem genialen Modell der Camera acustica die Richtigkeit und Tragweite ihres Prinzips demonstriert hat, welches in dem Bereich der Basilarmembran nicht die anschaulichen Saitenfasern der Zona pectinata streifenweise ihre Transversalschwingungen vollführen, sondern in der Längsrichtung der ganzen Membran stehende Bandwellen von verschiedener Ordnung und Größe sich bilden läßt. Zu untersuchen ist dagegen, und das ist zu einem großen Teil eine anatomische Frage, ob irgendeine Einrichtung in dem Bereich des Ductus cochlearis als Schallmembran gedeutet werden kann oder nicht.

Ewald hat seine Schallmembran, welche der Theorie nach möglichst dünn, gleich belastet und gut begrenzt sein muß, in der *Zona arcuata* der Grundmembran vermutet, weil sie als dünner Boden des inneren Tunnels durch die Fußstücke der beiden Pfeilerreihen leistenartig begrenzt und durch die contractilen, in ihrem Kopfgelenk spreizbaren Pfeilerzellen in seiner Spannung regulierbar sei und außerdem als Boden eines für sich abgeschlossenen Raumes frei nach oben wie nach unten schwingen könne.

Hiergegen hat ter Kuile (1900) mit Recht gesagt, daß die Zona arcuata den Vögeln fehle und dementsprechend keine Grundeinrichtung des Gehörorgans bedeuten könne, ein vergleichend anatomischer Grund, dessen allgemeiner Wert schon von Hasse in sehr prinzipieller Weise klargelegt worden. Weiter sei diese Zona bei den Säugern durch das Vas spirale stark und in wechselnder Weise je nach der Blutfüllung belastet und der Tunnelraum außerdem in keiner Weise gegen die übrigen Intercellularräume des Cortischen Organs abgeschlossen. Auch bliebe es ganz unwahrscheinlich, wie dann die Energie von dem Tunnelboden auf die Haarzellen übertragen werden solle, da weder das Verschiebungsprinzip noch die Anstoßtheorie zur Geltung kommen könne. Alle diese Gegen-

[1]) Ewald, R.: Eine neue Hörtheorie. Bonn 1899.

gründe, zu denen hinzukommt, daß sich weder für die Contractilität der Pfeiler mit ihren Stützfibrillen, noch für das Pfeilergelenk Beobachtungen anführen lassen, zeigen mit größter Sicherheit, daß hier die Schallmembran nicht gelegen ist.

Ob die *Zona pectinata* eine Schallmembran bedeuten kann, ist der Literatur nach bisher nicht untersucht worden. Auch sie ist ja leistenartig begrenzt von der Außenpfeilerreihe mit ihren Faserstäben einerseits und der Innenkante des Ligam. spirale andererseits. Und auf ihr stehen alle die basalen Stützen und der äußere Schenkel des allgemeinen Tragbogens, sowie die Stützkelche der äußeren Haarzellen, welche nicht nur dieselben zu tragen, sondern infolge ihrer im Winkel von ca. 60° geneigten Richtung die Verschiebung der Sinneshaare an der Deckmembran zu garantieren haben, auch diejenigen der inneren Sinneshaare, obgleich dieselbe, wie TER KUILE gezeigt, gar nicht direkt über der Zona pectinata steht. Ob die Belastung durch die gefäßfreie und lockere tympanale Belegschicht so groß ist, daß sie in Rechnung gesetzt werden muß, ist doch wohl fraglich. Der Schneckenspitze zu nimmt sie jedenfalls ab.

Nach einer neueren Ansicht liegt die Schallmembran überhaupt nicht in der tympanalen Wand des Duct. cochlearis. ZOTH[1]) will sie in der REISSNERschen Membran gefunden haben, weil sie 3 μ dünn sei und zuerst von den Wellen der Scala vestibuli ergriffen würde, welche sie dann leicht und schnell an die Endolymphe des Ductus cochlearis und seine CORTIsche Membran weitergeben, von der aus dann die ihr gegenüberstehenden Sinneshaare erregt würden. ZOTH hat übersehen, daß die REISSNERsche Membran bei Rind und Schaf gefäßhaltig ist, und daß ihr Analogon, das *Tegmentum vasculosum* der Vögel eine derartige Blutmenge in seinen Querbalken zu tragen hat, daß sie von vornherein der EWALDschen Forderung von einer dünnen und glatten Membran direkt widerspricht.

Ob die *Membrana tectoria* endlich die gesuchte Schallmembran bedeutet, ist heute kaum mit Sicherheit zu sagen. Es fehlt der Deckmembran bei den Vögeln wie bei den Säugern jene Dünnheit, die nach EWALD für ihre Funktion unbedingt notwendig ist. Bei den Säugern ist sie außerdem sicher nicht ausgespannt, wie die Literaturübersicht gezeigt hat. Auch fehlt jede erschöpfende Kenntnis ihrer physikalischen Beschaffenheit im lebenden Zustand. Die Literatur hierüber ist voller Widersprüche. Nach CORTI ist sie sehr resistent, nach BÖTTCHER, LAWDOWSKY, RETZIUS, BARTH, DUPUIS, KISHI sehr elastisch, nach NUEL dagegen weich und gelatinös. Nach HENSEN ist die von BÖTTCHER betonte größere Elastizität in radiärer Richtung unbewiesen. Ihr frischer Zustand ist weicher wie der einer geronnenen Muskelsubstanz und härter wie bei Fettzellen. Nach KISHI, der sie allerdings an beiden Rändern befestigt und zwischen ihnen ausgespannt sein läßt (s. oben), dient sie aber als Resonator und nicht als Schallmembran. Trotz alledem stellt es LUCIANI (Lehrbuch der Physiologie) als „erwiesen" hin, daß nicht die Basilarmembran, sondern die CORTIsche Membran die „wahre schwingende Membran" bedeute. Festgestellt ist es endlich bisher nicht, ob zum Unterschied von einer gespannten auch eine einseitig befestigte, frei schwebende und elastische Lamelle die physikalischen Bedingungen für das Zustandekommen stehender Wellen erfüllen kann oder nicht.

Auf der letzten Tagung der Deutschen Physiologischen Gesellschaft vor dem Kriege (Berlin 2.—5. Juni 1914) hat nun R. EWALD berichtet, daß er auf der *natürlichen Basilarmembran* vom Meerschwein Schallbilder beobachtet habe, welche den auf etwa gleich großen Gummimembranen entstehenden entsprechen. Leider ist das Protokoll hierüber (Zentralbl. f. Physiol. Bd. 28, 1914) so kurz gefaßt, daß man aus ihm nichts Näheres über die Be-

[1]) ZOTH: Über eine Modifikation der EWALDschen Hörhypothese. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 55. 1923.

dingungen des Experimentes erfährt, das, wie Gildemeister in seinem Nachruf auf R. Ewald (Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 53) hervorgehoben, „in der einschlägigen Literatur in seiner Bedeutung noch nicht gewürdigt worden". Hierher gehört auch die in dem hinterlassenen Tagebuch von Ewald eingetragene Notiz (14. März 1819): „Schreibe Bethe, daß ich auch auf einer natürlichen Membr. basilaris Schallbilder, die meiner Theorie entsprechen, gesehen und photographiert habe."

Ist es völlig sicher, daß das damals beobachtete Schallbild wirklich auf der Grundmembran gelegen hatte? Die Schnecke ist doch eröffnet worden und die Scala vestibuli leer gelaufen. Warum hat das Schallbild auf der Basilarmembran gelegen? Warum nicht auf der Reissnerschen Membran, als der Grenzmembran zwischen Luft und dem mit Endolymphe gefüllten Ductus cochlearis? Oder ist die Reissnersche Membran so durchsichtig gewesen, daß ein Schallbild der Cortischen Membran zur Geltung kam? Oder war der Ductus cochlearis eröffnet, seine Endolymphe ausgelaufen, so daß die Basilarmembran mit dem Cortischen Organ darauf in stehende Wellen geriet?

Alles dies ist leider nicht mehr zu beantworten. Die Frage ist also: wo liegt letzten Endes der Angriffsort der Schallwellen in der Schnecke, in einer der beiden nachgiebigen Wände des Ductus cochlearis, sei es die obere oder die tympanale, oder im Ductus cochlearis selber mit seiner Cortischen Membran? Um diese Frage zu klären, mag an dieser Stelle kurz das Ergebnis eines Experimentes mitgeteilt sein, welches ich gemeinschaftlich mit Privatdozent Dr. Kleinknecht im Physiologischen Institut an der lebenden Basilarmembran vom Meerschwein angestellt habe. Ist die Paukenhöhle eröffnet, so schimmert das Ligamentum spirale der Cochlea direkt durch die dünne Knochenkapsel hindurch. Und setzt man hier eine exakte Bohrmaschine an, die ein feines Loch von $^1/_{10}$ mm Durchmesser aus der knöchernen Wand genau über dem Ansatz der Basilarmembran am Lig. spir. herausbohrt, so wird ein entsprechend schmaler Streifen der Zona pectinata entspannt sein müssen. Wenn alles richtig abgepaßt, so fließt aus dem Ligament. spirale kein Blut, und aus dem Ductus cochlearis, der ja gar nicht eröffnet worden, keine Endolymphe heraus. Das Resultat ist eine mit der gewählten Schneckenwindung übereinstimmende und scharf begrenzte minimale Lücke in der Tonreihe, die sich mit Hülfe des Preyerschen Ohrreflexes prüfen und bestimmen läßt. Sie umfaßt gegebenenfalls nur zwei nebeneinanderliegende Töne. Die mikroskopische Untersuchung zeigt eine Lücke in der Knochenwand, keine Spur einer Schädigung oder Veränderung des Cortischen Organs. Weitere Ergebnisse[1]) sind, daß in manchen Fällen nach einiger Zeit die Tonlücke wieder verschwand, die Folge einer völligen Regeneration der Anheftung der Basilarmembran an der Knochenwand. Wurde bei einem solchen Tier das alte Loch einfach sondiert, so trat dieselbe Tonlücke von neuem hervor. Wurde außerdem daneben ein zweites Loch gebohrt, so gesellte sich noch eine weitere Hörlücke hinzu, wogegen die erste Lücke nicht in Erscheinung trat, wenn nur ein zweites Loch gebohrt wurde. Entsprechend der mehr spitzen — oder basalwärts von dem ersten Loch angelegten zweiten Bohrstelle — lagen auch die neuen Tonlücken in tieferen oder höheren Tönen als bei der ersten Lücke.

Das allgemeine Ergebnis des *Entspannungsversuches* lautet, daß die *Basilarmembran* nicht nur der *Angriffsort der Schallwellen* ist, sondern auch eine *Resonanz* besitzt, wie sie am einfachsten in der Helmholtzschen Resonatorentheorie zum Ausdruck kommt.

[1]) H. Held u. F. Kleinknecht: Die Entspannung der Basilarmembran, ein Experiment zur Theorie des Gehörorgans. Ber. der Math.-phys. Kl. der Sächs. Ak. d. W. zu Leipzig LXXVII. Sitz. vom 2. Nov. 1925.

Tabelle 1. Maße des Ductus cochlearis in mm (Retzius). [Maße der photographierten Cochlea in Klammern daneben (Held).]

		Kaninchen	Katze	Mensch
Länge des Duct. cochl.		16—17	25	35
Länge der Membr. basilaris u. der Pap. acust. basil.		14,5—16	23,5	33,5
Radiale Breite der tympanal. Wand	*Bas.*	—	—	0,45 (0,512)
	Mitt.	0,6	0,58	0,77 (0,672)
	Spitz.	0,6	—	0,8 (0,880)
Radiale Breite der vestibularen Wand	*Bas.*	—		0,81 (0,752)
	Mitt.	—		0,88 (0,864)
	Spitz.	0,42	—	0,85 (0,800)
Höhe (Breite) der äuß. Wand d. Duct. cochl.	*Bas.*	—	—	0,585 (0,49)
	Mitt.	—	—	0,5 (0,6)
	Spitz.	0,33		0,35—0,4 (0,46)
Inn. Winkel des Duct. cochl.	*Bas.*	—	—	45° (45°)
	Mitt.	—	—	45° (45°)
	Spitz.	100°?	—	40° (40°)
Äuß. ob. Winkel des Duct. cochl.	*Bas.*	—	—	58° (45°)
	Mitt.	—	—	70°? (55°)
	Spitz.	35°?	—	140°? (110°)
Äuß. unt. Winkel des Duct. cochl.	*Bas.*	—	—	85°? (105°)
	Mitt.	—	—	70°? (90°)
	Spitz.	60°?	—	(80°)
Rad. Breite des Limb. lam. spir.	*Bas.*	0,2	—	0,243 (0,262)
	Mitt.	0,195	0,1	0,23 (0,240)
	Spitz.	0,18	—	0,225 (0,224)
Rad. Breite der Membr. tectoria	*Bas.*	0,33 (0,13)	0,2	0,285 (0,112)
	Mitt.	0,33 (0,15)	0,29	3,34 (0,208)
	Spitz.	0,325 (0,144)	0,3	0,345 (0,208)
Größte Dicke der Membr. tectoria	*Bas.*	0,027	—	0,024 (0,024)
	Mitt.	0,027	0,045	0,024 (0,048)
	Spitz.	0,027	—	0,025 (0,064)
Abstand der Limbusbucht von d. Habenula perforata	*Bas.*	0,075	—	0,082 (0,08)
	Mitt.	0,075	0,145	0,12 (0,128)
	Spitz.	0,075	—	0,138 (0,144)
Höhe des Sulc. spir. intern.	*Bas.*	0,051	—	0,06 (0,072)
	Mitt.	0,033	0,06	0,06 (0,064)
	Spitz.	0,03	—	0,051 (0,056)
Rad. Breite der Membr. basil. (Haben. perfor. — Lig. spir.)	*Bas.*	0,03	—	0,21 (0,104)
	Mitt.	0,36	0,35	0,34 (0,336)
	Spitz.	0,41	—	0,36 (0,504)
Abstand der Haben. perfor. vom äuß. Rand der Fußplatte d. Außenpfeil.	*Bas.*	0,116	—	0,075 (0,064)
	Mitt.	0,14	0,129	0,12 (0,128)
	Spitz.	0,13	—	0,126 (0,128)
Abstand der Pfeilerfüße voneinander	*Bas.*	0,066	—	0,048 (0,046)
	Mitt.	0,104	0,102	0,081 (0,096)
	Spitz.	0,084	—	0,09 (0,100)
Höhe des Tunnelraums über der Basilarmembran	*Bas.*	0,03	—	0,028 (0,032)
	Mitt.	0,039	0,04	0,045 (0,048)
	Spitz.	0,036	—	0,049 (0,056)

		Kaninchen	Katze	Mensch
Länge der Innenpfeiler (ohne Kopfplatte) + Plattenfortsätze	*Bas.*	0,056	—	0,048 (0,048)
	Mitt.	0,06	0,055	0,068 (0,064)
	Spitz.	0,06	—	0,07 (0,072)
Länge der Außenpfeiler (ohne Außenruder — Phalangenfortsätze)	*Bas.*	0,075	—	0,062 (0,064)
	Mitt.	0,11	0,09	0,1 (0,112)
	Spitz.	0,095	—	0,103 (0,112)
Winkel der Membr. reticularis mit der Basilarmembranebene	*Bas.*	+25°	—	+25° (20°)
	Mitt.	+50°	+28°	+35° (20°)
	Spitz.	+45°	—	+23° (17°)
Senkrechte Höhe der Pap. basilar. über dem Pfeilergelenk	*Bas.*	0,045	—	0,039 (0,048)
	Mitt.	0,057	0,053	0,06 (0,064)
	Spitz.	0,065	—	0,064 (0,072)
Senkrechte Höhe d. Pap. basil. über den 3 äuß. Haarzellen	*Bas.*	0,06	0,042	0,06 (0,064)
	Mitt.	0,09	—	0,1 (0,088)
	Spitz.	0,09	—	0,095 (0,096)
Senkrechte Höhe über den Hensenschen Stützzellen	*Bas.*	—	—	0,075 (0,072)
	Mitt.	0,15	0,09	0,12 (0,104)
	Spitz.	0,12	—	0,099 (0,142)
Länge der inneren Haarzellen	*Bas.*	0,03	—	0,018 (0,031)
	Mitt.	0,03	0,03	0,024 (0,034)
	Spitz.	0,03	—	0,024 (0,034)
Länge der äuß. Haarzellen	*Bas.*	0,03	—	0,03 (0,028)
	Mitt.	0,039	0,033	0,04 (0,044)
	Spitz.	0,036	—	0,04 (0,066)
Größe der Kerne d. äuß. Haarzellen	*Bas.*	0,0078	—	0,006 (0,005)
	Mitt.	0,008	0,006	0,0075 (0,006)
	Spitz.	0,008	—	0,0075 (0,007)
Länge der Haare der inn. Haarzellen	*Bas.*	0,0045	—	0,0045 (0,006)
	Mitt.	0,005	0,0053	0,0055 (0,008)
	Spitz.	0,005	—	0 0055 (0,012)
Länge der Haare d. äuß. Haarzellen	*Bas.*	0,002	—	0,0045 (0,004)
	Mitt.	0,0045	0,005	0,006 (0,006)
	Spitz.	0,0045	—	0,008 (0,008)
Radiale Länge d. Phalangen 1. Reihe	*Bas.*	0,006	—	0,009 (0,018)
	Mitt.	0,008	—	0,012 (0,018)
	Spitz.	0,012	—	0,014 (0,022)
Radiale Länge d. Phalangen 2. Reihe	*Bas.*	0,006	—	0,015 (0,020)
	Mitt.	0,009		0,015—0,18 (0,018—0,024)
	Spitz.	0,015		0,018 (0,022)
Radiale Länge d. Phalangen 3. Reihe	*Bas.*	0,005	—	0,015 (0,014)
	Mitt.	0,0065	—	0,015 (0,022)
	Spitz.	0,014	—	0,02 (0,023)

Tabelle 2. Gesamtzahlen und Mengenverhältnis von einzelnen Teilen des Ductus cochlearis (Retzius).

	Kaninchen	Katze	Mensch
Anzahl der Hörzähne	1550	2430	2500
„ der Löcher der Haben. perforata . .	1650	2780	4000
„ der Innenpfeiler	2800	4700	5600
„ der Außenpfeiler	1940	3300	3850
„ der inneren Haarzellen	1600	2600	3500
„ der äußeren Haarzellen	6100—6200 (in 4 Reihen)	9900 (in 3 Reihen)	12 000 (in 4 Reihen)
„ der Fasern der Basilarmembran . . .	10 500 (der tymp. Schicht)	15 700	24 000

Tabelle 3. Maße des Ductus cochlearis vom Huhn in mm (Held).

	mm
Länge der Basilarmembran . . .	2,7
Breite der Basilarmembran . . . (an verschiedenen Stellen Ductus cochl. gemessen)	1. am vestibulären Anfang . . . . . 0,066 2. gegenüber der Columella . . . . . 0,240 3. jenseits der Columella . . . . . 0,400 4. über der Blindtasche der Scala tympani . . 0,320
Höhe des Sinnesepithels . . . . (über dem hinteren Rand des Nervenschenkels)	1. 0,048 2. 0,062 3. 0,090 4. 0,088
Länge der Haarzellen (und der Sinneshaare): *innere*	1. 0,006 (Sinneshaare 0,002) 2. 0,010 („ 0,004) 3. 0,020 („ 0,007) 4. 0,012 („ 0,004)
äußere . . . . . (am hinteren Rand des Sinnesepithels)	1. 0,004 („ 0,0015) 2. 0,006 („ 0,003) 3. 0,010 („ 0,005) 4. 0,006 („ 0,003)
Breite der Membr. tectoria . . .	0,112—0,400

Tabelle 4. Maße des Ductus cochlearis vom Papagei, Star, Taube in mm (Satoh).

	Papagei	Star	Taube
	Höhe des Sinnesepithels:		
innerer Teil	0,02919 —0,03753	0,02085 —0,02502	0,02502 —0,02919
mittlerer Teil	0,03336 —0,03753	0,03753 —0,04378	0,04587 —0,05004
äußerer Teil	0,01251 —0,02085	0,01251 —0,01668	0,01668 —0,02085
	Höhe der Haarzellen:		
innere	0,00334 —0,0093825	0,00834 —0,010425	0,006255—0,00834
mittlere	0,010425—0,01251	0,011678 —0,09251	0,01251 —0,013344
äußere	0,007506—0,00834	0,0051825—	
	Höhe der Zylinderzellen:		
hyaline	0,0417 —0,05004	0,03336 —0,05838	0,0417 —0,060465
niedrige	0,01668 —0,022935	0,011425 —0,01668	0,01251 —0,02085
homogene	0,05421 —0,07506	0,05421 —0,07089	0,05421 —0,07506
glänzende Pigmentzellen	0,027105—0,05004	0,02085 —0,04587	0,02502 —0,047955

Hörschwellen und Hörgrenzen.

Von

MARTIN GILDEMEISTER

Leipzig.

Mit 2 Abbildungen.

Wie bei allen anderen Sinnesorganen, so muß auch beim Gehörorgan der adäquate Reiz, der Schall, eine gewisse Stärke haben, ehe überhaupt eine Empfindung auftritt. Auch auf diesem Gebiete ist es üblich, den Schwellenwert des Reizes als Maß der Empfindlichkeit des Sinnesorgans zu benutzen.

Im folgenden Kapitel ist immer nur von den *einfachen Schwellen* die Rede, während die Unterschiedsschwellen an anderer Stelle behandelt werden. Ferner soll als Reiz immer ein einfacher *Ton* im physikalischen Sinne von *längerer Dauer* gedacht sein; wie sich die Verhältnisse gestalten, wenn sehr schwache *Klänge* oder *Geräusche* dargeboten werden, ist nicht systematisch untersucht worden[1]). Was die Empfindung selbst anbetrifft, so ist nichts darüber bekannt, ob etwa, wie beim Auge, zwischen der generellen und der spezifischen Schwelle zu unterscheiden ist; mit anderen Worten, ob ein sehr leiser Ton einen unbestimmten Charakter hat und erst bei weiterer Verstärkung eine bestimmte Höhe gewinnt.

Die Schwellenwerte bei verschiedener Frequenz.

Die hier zunächst zu behandelnde Frage kann so formuliert werden: In welcher Weise hängt die eben wahrnehmbare Tonintensität von der Schwingungsfrequenz ab? Diese Frage ist in den letzten Jahren sehr viel, besonders von amerikanischen Autoren, behandelt worden[2]); sie scheint von großer Wichtigkeit sowohl für die Theorie des Hörens wie für die Klinik zu werden, indem sie eine exakte Diagnose der Hörstörungen und eine rationelle Verbesserung derselben durch Hörapparate ermöglicht. Leider sind die theoretischen Grund-

[1]) Die mit fallenden Kugeln, Schallpendeln usw. erzielten Ergebnisse sollen hier unerörtert bleiben, so wichtig sie auch für klinische Bedürfnisse sein mögen, da sie für die Physiologie kaum einen Ertrag gebracht haben. Über eine Arbeit von H. BARKHAUSEN und G. LEWICKI (Schwelle für obertonreiche Klänge) s. S. 540.

[2]) Unter der Intensität fortschreitender Wellen ist nach Lord RAYLEIGH (Theory of the sound II, § 254) die durch eine Fläche von 1 qcm, die auf dem Schallstrahl senkrecht steht, in der Zeiteinheit wandernde Energie zu verstehen; gewöhnlich wird sie in dem Maß: Erg pro Quadratzentimeter in der Sekunde, angegeben. Ein praktisch bequemeres Maß (weil unter gewissen Voraussetzungen unmittelbar meßbar) ist die an der fraglichen Stelle bei den abwechselnden Verdichtungen und Verdünnungen entstehende maximale Druckschwankung, gewöhnlich gemessen in Dynen pro Quadratzentimeter, welche ceteris paribus proportional der Wurzel aus der Schallenergie ist. In der Literatur findet man beide Methoden der Messung.

lagen der Untersuchungsmethoden noch nicht ganz fest begründet, weshalb die Ergebnisse noch recht widerspruchsvoll sind. Wir müssen etwas genauer auf die Technik eingehen.

Die Technik der Schwellenuntersuchungen.

Verhältnismäßig einfach ist es, wenn auf die Messung der Schallintensität in physikalischen Einheiten verzichtet wird und man sich mit relativen Werten begnügt[1]). Legt man z. B. ein Telephon dicht ans Ohr und speist es mit Wechselströmen, so ist[2]) für Töne, die unterhalb des tiefsten Eigentons der Telephonmembran liegen (weshalb man zweckmäßigerweise sehr hoch gestimmte Telephone verwenden wird) und deren Wellenlänge groß ist im Verhältnis zu den Dimensionen des eingeschlossenen Luftraums (also nicht mehr für Töne an der oberen Hörgrenze), die Tonintensität proportional dem Quadrate der Schwingungsweite (Amplitude) der Telephonmembran und unabhängig von ihrer Schwingungszahl. Ferner ist dieses letztere Amplitudenquadrat nach der Annahme der meisten Autoren[3]) in weiten Grenzen proportional der Intensität des Wechselstroms, welcher in das Telephon hineingeschickt wird. Man benötigt also nur eine variable Wechselstromquelle und elektrische Meßapparate zur Messung der Schwellenströme, um die relativen Schwellenintensitäten zu ermitteln[4]).

Nach dieser Methode kann man unter Benutzung einer bestimmten Versuchsanordnung empirisch Normalwerte festlegen und Versuchspersonen mit Hörfehlern damit vergleichen[5]). Das ist viel zweckmäßiger als die bisher üblichen Hörprüfungsmethoden[6]).

Sehr viel schwieriger ist die Gewinnung absoluter Werte in Ergsekunden oder Dynen. Kranz[7]) hat die durch die Bewegung der Telephonmembran im Gehörgang entstehenden Druckschwankungen berechnet. Recht wenig einleuchtend ist die Voraussetzung, daß die Nachgiebigkeit des Trommelfells und der Haut des Gehörgangs keinen größeren Fehler bedingen. Einige Autoren[7]) [8]) haben gegen das Ohr eine geschlossene Kapsel gedrückt, in der ein feiner Draht oder ein Blech angebracht war, durch das ein Wechselstrom geschickt wurde. Es entstehen dann rhythmische Temperaturschwankungen des Leiters und entsprechende Veränderungen des abgeschlossenen Luftvolumens, die als Ton wahrgenommen werden („Thermophon"). Aus der Theorie des Instrumentes[9]) können die Druckschwankungen am Trommelfell berechnet werden, wenn man wieder die Plastizität der Gewebe vernachlässigt.

---

[1]) S. das Übersichtsreferat von E. M. von Hornbostel: Jahresber. üb. d. ges. Physiol. u. Pharmakol. Bd. 3, S. 372. 1925.

[2]) Wien, M.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 97, S. 1. 1903.

[3]) S. aber W. Hahnemann u. H. Hecht: Ann. Physik (4) Bd. 60, S. 454. 1919. Erwiderung darauf: Wien, M.: Ebenda Bd. 62, S. 769. 1920.

[4]) Diese Methode ist zuerst verwendet von M. Wien: zitiert in Anm. 2. In neuerer Zeit z. B. von J. P. Minton: Physic. Rev. (2) Bd. 19, S. 80. 1922.

[5]) Allerdings ist dann stillschweigend vorausgesetzt, daß die Fehler durch Energiezerstreuung (in der Luft und den nachgiebigen Geweben des Ohres) unabhängig von der Frequenz sind.

[6]) Eine wichtige Rolle spielt vollständige Stille des Untersuchungsraumes und Vermeidung der Schallreflexion von den Wänden (Fletcher und Wegel benutzen gut mit Filz und Eisenplatten gepolsterte Wände, Lane [zitiert auf S. 538 Anm. 6] untersucht im Freien auf einer erhöhten Plattform; teilweise sind sich bewegende Wände im Gebrauch). Ferner scheint Intermittieren des Tones die Schwelle herabzudrücken und konstanter zu machen; nach eigenen Beobachtungen besonders in den höheren Lagen.

[7]) Kranz, F. W.: Physic. Rev. (2) Bd. 21, S. 573. 1923.

[8]) Fletcher, H. u. R. L. Wegel: Physic. Rev. (2) Bd. 19, S. 553. 1922. — Kranz, F. W.: Ebenda Bd. 21, S. 573. 1922.

[9]) Wente, E. C.: Physic. Rev. (2) Bd. 19, S. 333. 1922.

Anstatt die durch Telephon und Thermophon hervorgebrachten Drücke zu berechnen, kann man sie auch mit einer geeichten schallempfindlichen Membran, dem Condenser transmitter[1]), messen, indem man letzteren Apparat in denselben Abstand von der Schallquelle bringt wie das Trommelfell und auch die Größe und Form des eingeschlossenen Luftraums möglichst treu nachmacht[2]). Freilich steckt auch in diesem Verfahren die Annahme, daß die Stahlmembran des Condenser transmitter dieselbe Steifigkeit habe wie das menschliche Gewebe, und die Eichung führt wieder auf die vielleicht nicht ganz gesicherte Theorie des Thermophons zurück[3]).

Schließlich sind noch zwei Methoden der absoluten Schwellenbestimmung zu nennen: M. Wien[4]) hat in seiner schon erwähnten, für all diese Fragen grundlegenden Arbeiten ein Telephon in 30 cm Abstand vom Ohr aufgestellt und die in die Ohröffnung in der Zeiteinheit einstrahlende Energie nach den Gesetzen der Schallausbreitung berechnet. Und Hahnemann und Hecht[5]) haben, auf einer Experimentalkritik des Telephons fußend, berechnen können, welchen Bruchteil der zugeführten elektrischen Leistung es in Schalleistung umsetzt[6]). Mißt man die erstere an der Hörschwelle, so ist damit auch die letztere bekannt.

In allen diesen Arbeiten stecken Annahmen, deren Stichhaltigkeit nicht ganz gesichert ist. Deshalb ist es verständlich, wenn die Ergebnisse recht weit auseinandergehen. Zu berücksichtigen ist auch, daß die Definition der Minimalleistung[7]) eine gewisse Unsicherheit in sich birgt. Denn es kommt augenscheinlich darauf an, welcher Betrag dem Labyrinth zugeführt wird; man kann aber bisher im günstigsten Falle nur denjenigen messen, der auf das Trommelfell auftrifft, wobei es unbekannt bleibt, ob davon ein mehr oder weniger großer Teil unbenutzt reflektiert oder in Wärme verwandelt wird[8]). Hahnemann und Hecht messen etwas anderes, nämlich die von einem Teil der Ohrmuschel sowie dem Gehörgang und dem Trommelfell verzehrte Sekundenenergie. Schließlich ist noch die Meinung geäußert worden, daß das äußere Ohr als Schallsenke wirke, d. h. dem Raume mehr Energie entnehme, als seiner Fläche zukommt[9]). Klarheit über all diese Fragen wird erst gewonnen werden, wenn an demselben Objekt vergleichende Messungen nach mehreren Methoden angestellt werden.

---

[1]) Wente, E. C.: Physic. Rev. (2) Bd. 19, S. 498. 1922.

[2]) Fletcher, H. u. R. L. Wegel: Physic. Rev. (2) Bd. 19, S. 553. 1922.

[3]) Fast alle Untersucher in den letzten Jahren verwenden Röhrensender als Wechselstromquellen, teilweise in Verbindung mit elektrischen Filtern zur Beseitigung der Obertöne. Sehr tonstark, aber theoretisch noch nicht vollständig zu übersehen, ist der von Lane (zitert auf S. 538) benutzte Tongenerator von C. W. Hewlett [Physic. Rev. (2) Bd. 19, S. 52. 1922].

[4]) Wien, M.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 97, S. 1. 1903.

[5]) Hahnemann u. Hecht: Ann. Physik Bd. 60, S. 454. 1919.

[6]) Wichtig ist der Befund dieser Autoren, daß der akustische Wirkungsgrad des Telephons sehr von der Frequenz abhängt. Er betrug nur wenige Promille, und zwar desto weniger, je weiter der fragliche Ton von der Eigenfrequenz der Platte entfernt lag.

[7]) Leistung gleich Energie in der Zeiteinheit.

[8]) Die in den Tabellen 1 und 2 angegebenen Zahlen bedeuten Drücke auf 1 qcm oder (teilweise aus Druckmessungen berechnet) die durch eine an der Stelle des Trommelfells gedachte Fläche von 1 qcm Größe hindurchgehende Energie. Das Trommelfell ist aber kleiner (0,3 qcm nach Toepler u. Boltzmann und Wien, 0,45—0,80 qcm nach den Lehrbüchern der Anatomie).

[9]) Hahnemann, W. u. H. Hecht: Zitiert in Anm. 5. S. aber M. Wien: Ann. Physik (4) Bd. 62, S. 769. 1920. Für die Frage der Schallsenke ist von Bedeutung, daß nach O. Frank (Sitzungsber. d. bayr. Akad. d. Wiss., München, mathem.-phys. Kl. 1923, S. 74) das Trommelfell mit den Gehörknöchelchen eine Eigenfrequenz von etwa 1200/sek hat und daß dieses System nur mäßig (nicht aperiodisch) gedämpft ist.

Ergebnisse der Schwellenbestimmungen.

Die am besten gesicherten Resultate sind in den Tabellen 1 und 2 zusammengestellt, und zwar in Tabelle 1 in Erg pro Sek. und Quadratzentimeter, in Tabelle 2 in Dynen pro Quadratzentimeter.

Tabelle 1.

Hertz[1])	Elektrische Schwellenleistung in Sekundenerg/qcm			
	Toepler u. Boltzmann[2])	Wien[3])	Hahnemann u. Hecht[4])	Kranz[5])
50	—	$10^{-3,5}$	—	—
100	—	$10^{-5,9}$	—	—
128	—	—	—	$10^{-5,0}$
181	$10^{-4,0}$	—	—	—
200	—	$10^{-7,9}$	—	—
256	—	—	—	$10^{-7,4}$
360	—	—	—	$(10^{-7,2})$
400	—	$10^{-9,8}$	—	—
512	—	—	—	$10^{-8,6}$
800	—	$10^{-11,1}$	—	—
1000	—	—	$10^{-9,7}$	—
1024	—	—	—	$10^{-8,5}$
1300	—	—	—	$(10^{-8,6})$
1600	—	$10^{-11,6}$	—	—
2048	—	—	—	$10^{-8,7}$
3200	—	$10^{-11,6}$	—	—
4096	—	—	—	$10^{-8,4}$
6400	—	$10^{-11,1}$	—	—
12800	—	$10^{-10,1}$	—	—
	Konstante Töne	Intermittierende Töne	Konstante Töne	Intermittierende Töne

Aus diesen Tabellen ergibt sich folgendes: Die Empfindlichkeit des Ohres steigt von niedrigen Schwingungszahlen zu hohen zunächst stark an, nach Wien bis gegen 1000 Hertz, nach Kranz bis gegen 500. Sie bleibt dann einigermaßen konstant, vielleicht mit einem flachen Maximum in der Gegend von 1600 bis 3200 (Wien), um dann wieder deutlich abzufallen. Nach Versuchen, die nicht in die Tabelle aufgenommen worden sind[6]), ist sie in der Nähe der oberen Hörgrenze wieder von derselben Größenordnung wie bei ganz tiefen Tönen. Be-

[1]) Hertz = Schwingungszahl in der Sekunde.

[2]) Toepler u. Boltzmann: Poggend. Ann. Bd. 141, S. 321. 1870. Orgelpfeife, Luftbewegung in der Nähe der Mündung gemessen, auf große Entfernung extrapoliert. Nur die Größenordnung soll festgelegt werden.

[3]) Wien, M.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 97, S. 1. 1903. Telephon in 30 cm Abstand vom Ohr. Membranbewegung bei stärkeren Strömen gemessen, für Schwellenströme extrapoliert. Leistung und Druckwerte aus den Gesetzen der Schallbewegung berechnet.

[4]) Hahnemann, W. u. H. Hecht: Zitiert auf S. 537. Telephon dicht am Ohr, Schwellenleistung wird aus dem akustischen Wirkungsgrad des Telephons und aus den elektrischen Daten berechnet, s. S. 537.

[5]) Kranz, F. W.: Physic. Rev. (2) Bd. 21, S. 573. 1923. a) Thermophon dicht am Ohr, Druckschwankungen aus der Theorie des Instrumentes berechnet, in Energie umgerechnet. b) Telephon dicht am Ohr, Membranbewegung bei stärkeren Strömen gemessen, auf Schwellenströme extrapoliert. Mit Methode b wird der absolute Wert des Exponenten um 0,7—0,3 kleiner gefunden als oben angegeben. Die beiden eingeklammerten Werte entstammen einer anderen Versuchsreihe. (Physic. Rev. Bd. 22, S. 66. 1923.)

[6]) Lane, C. E.: Physic. Rev. (2) Bd. 19, S. 492. 1922. Theoretisch erscheint die Versuchsanordnung nicht ganz durchsichtig.

Tabelle 2.

Hertz[1])	Schwelle, ausgedrückt in Druckschwankungen am Trommelfall in Dynen/qcm				
	Toepler u. Boltzmann[2])	Lord Rayleigh[3])	Wien[4])	Fletcher u. Wegel[5])	Minton u. Wilson[6])
50	—	—	$10^{-0,80}$	—	—
60	—	—	—	$10^{-0,8}$	—
100	—	—	$10^{-2,0}$	—	—
181	$10^{-0,9}$	—	—	—	—
200	—		$10^{-3,0}$	—	—
256		$10^{-2,1}$	—	—	
384		$10^{-2,2}$	—	—	—
400	—	—	$10^{-3,9}$	—	—
440	—	—	$(10^{-3,1})$	—	—
512	—	$10^{-2,2}$	—	—	—
800		—	$10^{-4,6}$	—	—
1000	—	—	—	$10^{-3,0}$	$10^{-4,0}$
1600			$10^{-4,9}$	$10^{-3,0}$	—
2000		—	—	$10^{-3,0}$	$10^{-3,0}$
3000	—	—	—	$10^{-3,0}$	$10^{-4,0}$
3200			$10^{-4,9}$	—	—
4000	—	—	—	$10^{-3,0}$	$10^{-3,0}$
6400		—	$10^{-4,6}$	—	—
2800	—	—	$10^{-4,1}$	—	—
	Konstante Töne	Konstante Töne	Intermittierende Töne	Konstante Töne	Intermittierende Töne

merkenswert ist der Befund von Minton und Wilson, der in neuerer Zeit bestätigt ist[7]), daß die Empfindlichkeitskurve des Normalen bei genauerer Prüfung nicht so glatt verläuft, wie es z. B. nach den Messungen von Wien und Kranz den Anschein hat. Es zeigen sich dicht aneinanderliegende Maxima und Minima, die an Resonanzphänomene eines Systems von mehreren Freiheitsgraden denken lassen.

Was die absoluten Zahlen anbetrifft, so zeigen sich beträchtliche Unstimmigkeiten. Scheidet man die Versuche von Toepler und Boltzmann und von Lord Rayleigh aus, die nur die Größenordnung festzulegen beabsichtigten, so bleibt doch die Tatsache übrig, daß sich die Leistungswerte von Wien und Kranz um 2 bis 3 Zehnerpotenzen, d. h. um das Hundert- oder Tausendfache voneinander unterscheiden. Individuelle Schwankungen der Hörschärfe, die in beträchtlichem Ausmaße vorhanden sind, reichen nicht zur Erklärung aus. Die Versuchsanordnungen waren derart, daß die Wienschen Werte eher zu klein als zu groß sind, diejenigen von Kranz, Fletcher und Wegel, Minton und Wilson umgekehrt; Zwischenwerte haben also die größte Wahrscheinlichkeit

[1]) Hertz = Schwingungszahl in der Sekunde.

[2]) Toepler u. Boltzmann: Zitiert auf S. 538.

[3]) Lord Rayleigh: Philosoph. mag. (5) Bd. 38, S. 365. 1894. Stimmgabeln, unter vereinfachenden Annahmen berechnet.

[4]) Wien, M.: Zitiert auf S. 538. Der eingeklammerte Wert stammt aus einer anderen Versuchsreihe (Wiedemanns Ann. Bd. 36, S. 849. 1889).

[5]) Fletcher, H. u. R. L. Wegel: Physic. Rev. (2) Bd. 19, S. 553. 1922. Thermophon und Condensor transmitter, aus der Theorie des Th. berechnet.

[6]) Minton, J. P.: Physic. Rev. (2) Bd. 19, S. 80. 1922. — Minton, J. P. u. J. A. Wilson: Proc. of the nat. acad. of sciences (U. S. A.) Bd. 9, S. 269. 1923. Telephon, kalibriert, wahrscheinlich mit Condenser transmitter.

[7]) Kranz, F. W.: Physic. Rev. (2) Bd. 22, S. 66. 1923. Es wurde die auf S. 540 oben erwähnte „Querschnittsmethode“ benutzt.

für sich[1]). Eine Wiederholung derartiger Versuche nach mehreren Methoden wäre sehr erwünscht[2]).

Eine sehr wichtige methodische Verbesserung stammt von Dean und Bunch[3]) Anstatt nämlich die Frequenz konstant zu halten und die Intensität zu variieren, bis die Schwelle gefunden ist, wird von diesen Autoren umgekehrt die Schallintensität auf der gleichen Höhe gehalten und die Frequenz verändert. Dadurch wird die Versuchsperson weniger angestrengt, und etwa vorhandene Hörlücken werden sicherer gefunden.

Weitere Untersuchungen über die Hörschwellen.

Von mehreren Autoren (Schrifttum ist ausgeführt bei E. M. von Hornbostel: Psychol. Forschung Bd. 4, S. 84. 1925) ist angegeben worden, daß die beidohrige Tonschwelle niedriger liege als die einohrige. C. Stumpf (Tonpsychologie Bd. 2, S. 430) und von Hornbostel haben diese Angaben nicht bestätigen können. Siehe aber Wittmann, Arch. f. d. ges. Psychol. Bd. 51, S. 21. 1925.

In neuester Zeit haben Barkhausen und Lewicki[4]) die Empfindlichkeit des Ohres für nichtsinusförmige Luftbewegungen untersucht. Die Schwelle wird im allgemeinen von der subjektiv lautesten darin enthaltenen sinusförmigen Teilschwingung bestimmt. Nur wenn ein höherer als der 5. Oberton der lauteste ist, so wird die Hörbarkeit entsprechend der Dichtigkeit der Obertöne größer. Danach würde also ein an sich unterschwelliger Ton durch gleichfalls unterschwellige Nachbartöne über die Hörschwelle gehoben werden.

Nach Bachrach[5]) liegen die Schwellen nicht nachts, sondern nachmittags am niedrigsten.

Die Schwellenenergie des Gehörorgans.

Die im letzten Abschnitt besprochenen und in Tabelle 1 zusammengestellten Untersuchungen waren nicht der Ermittelung der Schwellenenergie, sondern der Schwellenleistung gewidmet; sie sollten die Frage beantworten: Wie groß muß der dauernde Schallstrom durch 1 qcm in das Ohr hinein in jeder Sekunde sein, damit eben etwas gehört wird? Die neuere Entwicklung der elektrischen Reizphysiologie, die viele Analogien zu der Reizphysiologie der Sinne darbietet[6]), legt die Frage nahe, wie lange ein solcher Energiezufluß zum Ohre andauern muß, damit eine Empfindung eintritt. Wahrscheinlich wird die physiologische Wirkung schon nach einer gewissen Zeit voll entwickelt sein, es wird eine „Nutzzeit“[7]) existieren. Wäre diese bekannt, so könnte angegeben werden, wieviel Erg zur Schwellenreizung nötig sind.

---

[1]) Eine Versuchsreihe von M. Guernsey (Americ. journ. of psychol. Bd. 33, S. 451. 1922) nach der Wienschen Methode mit frei aufgestelltem Telephon lieferte Zahlen, die bei einer Versuchsperson teilweise denen dieses Forschers nahestehen. Allerdings ist nicht recht ersichtlich, wie die Stromstärken gemessen und wie Reflexionen von den Wänden vermieden sind.

[2]) Einen Apparat zur Schallmessung nach einem von M. Wien (Dissert. d. philos. Fakultät Berlin 1888) angegebenen Prinzip hat neuerdings K. Lewin beschrieben (Psychol. Forsch. Bd. 2, S. 317. 1922).

[3]) Dean, L. W. u. C. C. Bunch: Laryngoscope, August 1919 (zitiert nach F. W. Kranz: Physic. Rev. (2) Bd. 22, S. 66. 1923). — Bunch, C. C.: Psychol. monogr. Bd. 31, S. 45. 1922 (zitiert nach Ronas Ber. üb. d. ges. Physiol. u. Pharmakol. Bd. 15, S. 119).

[4]) Barkhausen, H. u. G. Lewicki, Physik. Zeitschr. 1924, S. 537.

[5]) Bachrach, D., Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 49. S, 99. 1915.

[6]) Gildemeister, M.: Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 48, S. 252 u. 256. 1914; Zentralbl. f. Physiol. Bd. 28, S. 75. 1914. (Am Anfang der letzten Zeile der S. 758 ist das Wort „schwach“ einzuschalten.)

[7]) Gildemeister, M.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 62, S. 358. 1913.

Zwaardemaker[1]) und Wien[2]) haben angenommen, daß die Nutzzeit gleich sei derjenigen Zeit, die bei einem (überschwelligen) Ton zur Erkennung seiner Höhe notwendig sei und haben diese Hypothese zur Grundlage einer Energieberechnung gemacht. Die Nutzzeit für den Ton 2000 hätte dann die Dauer 0,001 Sek. Solange nicht Versuche darüber vorliegen, kann die Richtigkeit dieser Annahme nicht als gesichert gelten. Wittmann (zitiert im vorigen Abschnitt) hat gelegentlich Nutzzeiten von mehreren Sekunden Dauer beobachtet.

Vergleich der Schwellenwerte des Ohres mit denen anderer Sinnesorgane.

Schon M. Wien[3]) hat die Empfindlichkeit des Ohres mit der des Auges verglichen und kommt zu dem Schlusse, daß die Reizschwellen beider Sinnesorgane von derselben Größenordnung seien. Die damaligen Grundlagen der Berechnung waren aber noch so lückenhaft, daß sich eine Neuberechnung verlohnt.

Die schwächsten sichtbaren Sterne sind von 6. Größe. Da die Sonne im Harvard-Maßsystem ihrer Helligkeit nach ein Stern minus 26,72. Größe ist, so ist sie $1{,}23 \cdot 10^{13}$mal so hell als ein eben sichtbarer Stern[4]) und strahlt (vorausgesetzt daß dieser Stern zum Spektraltypus der Sonne gehört) um sovielmal mehr Energie in den Raum. Die Gesamtstrahlung der Sonne pro Quadratzentimeter und Sekunde beträgt an der Erdoberfläche, unter der Annahme, daß die Atmosphäre 30% davon verschluckt, $9{,}44 \cdot 10^5$ Erg, also die des Sternes 6. Größe $7{,}71 \cdot 10^{-8}$ Erg[5]). Davon entfällt auf die sichtbaren Strahlen rund ein Sechstel, so daß der gesuchte Wert rund $1 \cdot 10^{-8}$ Sekundenerg/qcm ist. Durch Filter könnte man noch unbeschadet der Wirkung einen großen Teil der Strahlung (beiderseits des für das dunkeladaptierte Auge wirksamsten Gelbgrün) abblenden; man würde dadurch schätzungsweise noch um 2 Zehnerpotenzen tiefer kommen, also zu Werten, die den kleinsten der Tabelle 1 nahestehen. Die Wiensche Folgerung besteht also zu recht. Eine Zahl der gleichen Größenordnung ergibt auch eine Arbeit von J. v. Kries[6]) (gelbgrünes Licht, optimale Bedingungen), nämlich $5{,}6 \cdot 10^{-10}$ Erg/sek., wobei aber eine auffangende Fläche nicht von 1 qcm, sondern von 0,5 qcm (Dunkelpupille von 8 mm Durchmesser) angenommen ist. Siehe auch H. E. Jves, H. N. Russell, P. Reeves und H. Buisson (zitiert Physik. Berichte 1922, S. 50, 51, 52).

Die Arbeiten über optische Minimal*energie*[7]) können hier nicht zum Vergleich herangezogen werden, weil, wie schon oben gesagt, über die akustische Minimalenergie nichts Sicheres bekannt ist. Das Gleiche gilt von der Angabe von M. v. Frey über taktile Minimalenergie[8]). Auf dem Gebiet des Geschmacks und Geruchs ist überhaupt nichts Einschlägiges veröffentlicht.

Das graphische Hörfeld (Gildemeister) oder die Hörempfindungsfläche (Wegel).

Die folgenden Erörterungen gehören vielleicht strenggenommen nicht in dieses Kapitel; da sie aber in naher Verwandtschaft zu den besprochenen

---

[1]) Zwaardemaker, H. u. F. H. Quix: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1902, Suppl. S. 367. — Zwaardemaker, H.: Ergebn. d. Physiol. Bd. 4, S. 441. 1905.

[2]) Wien, M.: Zitiert auf S. 538.

[3]) Wien, M.: Über die Messung der Tonstärke. Dissert. d. philos. Fak. Berlin 1888.

[4]) Jede Größenklasse ist 2,51mal weniger hell als die benachbarte lichtstärkere.

[5]) Für die Mitteilung der astronomischen Daten bin ich Herrn Dr. Weber, Assistent an der Leipziger Sternwarte, zu großem Danke verpflichtet.

[6]) J. v. Kries: Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 41, S. 373. 1907.

[7]) J. v. Kries (ältere Literatur ist dort zitiert); O. Weiss und E. Laqueur, Beitr. z. Physiol. (Festschrift für L. Hermann) S. 189. 1908.

[8]) M. v. Frey, Abh. der math.-phys. Kl. der Sächs. Ges. d. Wiss., Bd. 23, S. 253. 1896.

Tatsachen stehen und ein Licht auf die Hörgrenzen werfen, so mögen sie hier Platz finden.

Die Töne, welche Hörempfindungen verursachen, sind in zweifacher Weise begrenzt: bei gegebener Schwingungszahl hinsichtlich der Intensität, bei gegebener Intensität hinsichtlich der Frequenz. Wenn die Frage aufgeworfen wird, bei welchen Tonhöhen und Frequenzen überhaupt etwas gehört wird (ohne Rücksicht auf Art und Stärke der Empfindungen), so wird zur Aufzeichnung der bisher bekannten Tatsachen am zweckmäßigsten eine graphische Darstellungsart wie in Abb. 119 verwendet. Als Ordinaten werden (im Leistungs- oder Druckmaß) die Stärken der Prüftöne, als Abszissen ihre Frequenzen gewählt, und zwar beide im logarithmischen Maßstab. Es bedeutet dann das Fortschreiten

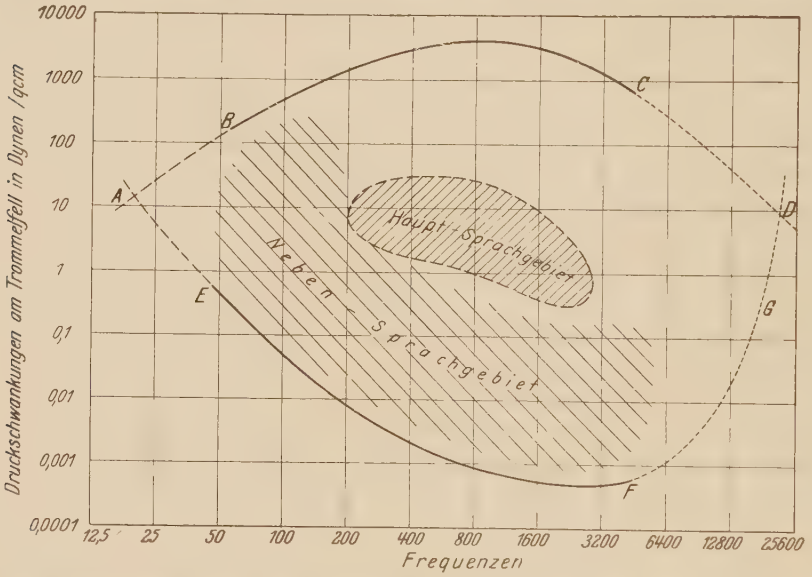


Abb. 119. Das normale Hörfeld nach Wegel. *AEFD* Hörschwellenkurve. *ABCD* Maximalkurve, oberhalb deren Kitzel- oder Schmerzempfindungen auftreten. Die Stücke *EF* und *BC* sind experimentell bestimmt, die übrigen Kurvenstücke extrapoliert.

um eine Maßeinheit senkrecht eine Verstärkung auf das Zehnfache, wagerecht eine Erhöhung um eine Oktave. Die Gesamtheit der zusammengehörigen Werte von Stärke und Tonhöhe, die akustisch wirksam sind, bildet dann beim Normalhörigen eine zusammenhängende Fläche, das graphische Hörfeld [Gildemeister[1])] oder die Hörempfindungsfläche (auditory sensation area) [Wegel[2])]. Diese Darstellungsart[3]) dürfte in Zukunft auch für klinische Zwecke eine große Bedeutung gewinnen, da sie auch den verwickeltsten Untersuchungsbefund übersichtlich macht[4]).

Die untere Begrenzung der Hörfläche wird augenscheinlich von den Schwellenwerten gebildet, die in den vorigen Abschnitten besprochen sind. In Abb. 119 sind mit Wegel die Werte der amerikanischen Autoren im Dynenmaß der Dar-

[1]) Gildemeister, M.: Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 50, S. 253. 1918.

[2]) Wegel, R. L.: Proc. of the nat. acad. of sciences (U. S. A.) Bd. 8, S. 155. 1922.

[3]) Sie unterscheidet sich von der sonst bei Schwellenuntersuchungen üblichen dadurch, daß die Ordinaten nicht Empfindlichkeiten (= reziproke Reizstärken), sondern die Reizstärken selbst bedeuten.

[4]) Siehe beispielsweise den in Abb. 120 dargestellten Befund.

stellung zugrunde gelegt; nach WIEN würden alle Ordinaten um 1—2 Einheiten zu vergrößern sein, ohne daß die Form der Kurven eine wesentliche Änderung erlitte. Nun erhebt sich die Frage, wie weit sich das Hörfeld nach oben (Maximalwerte), nach links (untere Hörgrenze) und nach rechts (obere Hörgrenze) erstreckt.

Maximalwerte. Es ist kein Anlaß, anzunehmen, daß sehr starke Töne unhörbar werden, es sei denn, daß der Gehörapparat Schaden leidet. Wie schon HELMHOLTZ[1]) gefunden hat, mischen sich aber in tiefen Tonlagen bei großer Intensität Tastempfindungen (Kitzel) ein, die schließlich unerträglich werden und eine weitere Verstärkung des Prüfreizes unmöglich machen. WEGEL[2]) hat kürzlich die alte Beobachtung bestätigt, daß sehr starke Töne mittlerer Höhe Schmerz verursachen und hat die Intensität dieser überstarken Reize messen können (Abb. 119, ausgezogene Kurve *B C*). Es gibt also infolge dieser Nebenumstände praktisch Maximalwerte. Das links von *B* und rechts von *C* gezeichnete Stück der Kurve ist von WEGEL extrapoliert und kann also noch nicht als gesichert gelten; gibt es tatsächlich auch bei den höchsten Tönen Schmerzgrenzen, so wären die untere und die obere Hörgrenze als Schnittpunkte (*A* und *D*) der Schwellen- und der Maximalkurve definiert[3]). Zwischen diesen beiden Kurven liegen also diejenigen Töne, die eine physiologische Bedeutung haben. In Wirklichkeit werden die Grenzkurven nicht so glatt verlaufen, wie in Abb. 119 dargestellt; die normale Zackigkeit der Schwellenkurve ist schon oben erwähnt worden[4]) (S. 539).

Von Wichtigkeit ist, daß in einigen von WEGEL untersuchten pathologischen Fällen, bei denen die Schwellenkurve nach oben verlagert war, die Maximalkurve unverändert geblieben war, so daß also das Hörfeld eingeengt war. Bei bloßer Erschwerung der Schallzuleitung zum inneren Ohr ist das nicht zu erwarten.

Die untere Hörgrenze. Wie aus den Tabellen 1 und 2 und der Abb. 119 zu ersehen, steigen die Schwellenintensitäten nach der Tiefe zu sehr stark an, und es muß deshalb, *bei gegebener Intensität der Prüftöne*, schon des allgemeinen Verlaufes der Schwellenkurve wegen eine untere Hörgrenze existieren. Dazu kommt, daß störenden Erregungen des Tastsinns hinzutreten. Schließlich ist es sehr schwer, die Obertöne ganz auszuschließen. K. L. SCHAEFER, der diese Fragen zuletzt bearbeitet hat, macht darauf aufmerksam, daß bei sehr tiefen Tönen flatternde Tastempfindungen auftreten, die so lebhaft werden können, „daß es zweifelhaft wird, ob man die einzelnen Tonstöße mehr hört oder mehr fühlt“[5]). Es bleibt deshalb ziemlich willkürlich, ob man die untere Grenze mit 16 oder 20 oder 25 Schwingungen ansetzt. Die Frage müßte unter Benutzung der neuen akustischen Filter[6]) (für die Obertöne) neu bearbeitet werden.

Die obere Hörgrenze. Darüber sind seit dem Erscheinen des Nagelschen Handbuches mehrere Arbeiten veröffentlicht worden. Einige davon beschäftigen sich mit der Kritik der üblichen Tonquellen[7]); aus ihnen geht hervor, daß

[1]) HELMHOLTZ, H. v.: Tonempfindungen, 9. Abschnitt.

[2]) WEGEL: Zitiert auf S. 542.

[3]) Nach eigenen Untersuchungen möchte ich annehmen, daß die Schmerzgrenze anders verläuft als *CD* in Abb. 119.

[4]) Siehe einige hierhergehörige Angaben von H. ZWAARDEMAKER: Ergebn. d. Physiol. Bd. 4, S. 442. 1905.

[5]) SCHAEFER, K. L.: Nagels Handb. d. Physiol. Bd. III, 2, S. 479. 1905. Dort auch ältere Literatur.

[6]) STEWART, G. W.: Physic. Rev. (2) Bd. 20, S. 528. 1922.

[7]) Siehe z. B. J. HEGENER: Passows u. Schaefers Beitr. z. Anat., Physiol., Pathol. u. Therapie d. Ohres, d. Nase u. d. Halses Bd. 1, S. 321. 1908 und mehrere spätere Artikel in derselben Zeitschrift.

die Galtonpfeife mit großer Vorsicht zu benutzen ist; insbesondere ist auf konstanten Anblasedruck zu achten, damit die Tonhöhe konstant bleibt. Das zu Longitudinalschwingungen angeregte Monochord scheint recht brauchbar zu sein. Für exakte Untersuchungen aber wird man in Zukunft immer elektrische Wechselstromquellen in Verbindung mit Telephonen, Thermophonen oder ähnlichen Transformatoren von elektrischer in akustische Energie zu verwenden haben[1]).

Die Fragen, die sich hier erheben, sind:

a) Gibt es überhaupt eine gut definierte obere Hörgrenze?

b) Wenn ja, bei welcher Frequenz liegt sie beim Normalen?

c) Hängt sie vom Alter ab?

Was die Punkte a und b anbetrifft, so lehrt die Betrachtung der Abb. 119, daß je geringer die zur Verfügung stehende Schallintensität, desto mehr die obere Grenze gegen den Bereich der größten Empfindlichkeit des Ohres herabrücken muß. Könnte man z. B. nur Druckschwankungen von 0,01 Dynen/qcm hervorrufen, so wären Töne höher als 12 000 unhörbar. Nun fragt es sich, wie die Kurve *E F* nach rechtshin ansteigt; erhöbe sie sich von einem gewissen Punkte an (z. B. *G* der Abb. 119) senkrecht, so hieße das: bei Steigerung der Intensität rückt die Hörgrenze zuerst bis *G* (15 000) in die Höhe, um dann konstant und unabhängig von der Intensität zu werden. Dann gäbe es also eine bestimmte obere Hörgrenze.

Es kommt also darauf an, zu ermitteln, ob und in welchem Grade die obere Grenze von der Intensität abhängt. Daß diese Abhängigkeit nicht sehr stark ist, geht daraus hervor, daß alle Untersucher in der neueren Zeit trotz ihrer verschiedenen und sicherlich hinsichtlich der Intensität sehr stark voneinander sich unterscheidenden Schallquellen (Galtonpfeife, Monochord, elektrisch angeregtes Telephon) Frequenzen der gleichen Größenordnung gefunden haben, nämlich bei Jugendlichen um 20 000 herum, von der Pubertät an bis zum Alter um 1—2 Oktaven sinkend. Andererseits ist der beste Beweis der Abhängigkeit von der Intensität (im Labyrinth) die Tatsache, daß bei Luft- und bei Knochenzuleitung im allgemeinen verschiedene Grenzen gefunden werden, und zwar ist, je nach der Methode (je nachdem die eine oder die andere Zuleitungsart physikalisch günstigere Bedingungen schafft), bald diese, bald jene die höhere[2]).

Die einzige Messung stammt von Gildemeister[2]). Er fand bei einer Ausgangsintensität, die nicht gemessen, sondern als mehrfach geringer als die übliche einer Galtonpfeife geschätzt würde, bei einer Stromsteigerung im schallerzeugenden Telephon auf das 5fache, also annähernd bei einer Intensitätssteigerung auf das 25fache, ein Hinaufrücken der Grenze um einen Halbton. Damit würde recht gut stimmen, daß Lane (zitiert auf S. 538), dem offenbar eine sehr intensive Schallquelle zur Verfügung stand, bei Jugendlichen Werte bis 25 000 fand. Die Angaben der älteren Literatur (40 000 und mehr) werden allgemein für irrtümlich gehalten.

Ob also bei beliebiger Intensitätssteigerung schließlich ein Grenzwert erreicht wird, ist noch nicht bekannt. Die Frage wäre auch theoretisch von großem Interesse[3]). Mit den zur Zeit zur Verfügung stehenden Tonquellen ist sie nicht zu entscheiden.

---

[1]) Die zu klinischen Untersuchungen benutzten Apparate werden an einer anderen Stelle dieses Handbuchs besprochen.

[2]) Gildemeister, M.: Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 50, S. 161. 1918.

[3]) Gildemeister, M.: Zitiert auf S. 542. Die Helmholtzsche Resonatorentheorie fordert nämlich, bei logarithmischen Koordinaten (wie auf Abb. 119), einen gegen die Abszissenachse *konkaven* Verlauf der oberen Hörgrenze.

Daß die obere Hörgrenze mit zunehmendem Alter absinkt, war schon WHEATSTONE bekannt. Die ersten genaueren Angaben stammen von ZWAARDEMAKER[1]). In neuerer Zeit hat GILDEMEISTER[2]) an einem größeren Material mit Tonquellen mäßiger Intensität folgende Werte gefunden: Kindheit und Pubertätsalter 20 000, bis zum 35. Jahr Absinken auf 15 000, bis zur Mitte der vierziger Jahre weiteres Absinken auf durchschnittlich 13 000 Hertz. Abweichungen von diesen Mittelwerten nach oben oder unten um mehr als 2000 Hertz sind selten. Auch hier haben absolute Angaben nur einen beschränkten Wert; man würde wahrscheinlich mit den lautesten zur Zeit zur Verfügung stehenden Tonquellen Grenzen finden, die um einige Halbtöne höher sind. Bei Leuten über 60 Jahre findet man häufig Werte um 5000 oder noch weniger[3]).

Die ausgedehnte klinische Literatur über die obere Hörgrenze in pathologischen Fällen kann hier nicht berücksichtigt werden. Es sei aber hingewiesen auf die wichtigen Ausführungen FRANKS[4]) über den durch das Promontorium geworfenen Schallschatten, die es verständlich machen, weshalb bei Erkrankungen des Mittelohrs die obere Hörgrenze nur wenig herabgesetzt zu sein pflegt.

Die Bedeutung der Schwellen- und Grenzenuntersuchungen für die Physiologie und Pathologie.

Für das von allen Untersuchungen festgestellte Maximum der Ohrempfindlichkeit in mittlerer Tonlage liegt noch keine befriedigende theoretische Erklärung vor. Wenn auch das Trommelfell mit den Gehörknöchelchen in der fraglichen Gegend (bei etwa 1200 Hertz) seine Eigenschwingungsperiode hat, so ist das Maximum der Empfindlichkeit doch zu hoch und breit, als daß es durch gewöhnliche mechanische Resonanz irgendwelcher schwingungsfähiger Teile hervorgerufen sein könnte.

Von welcher Bedeutung die Frage, ob die obere Hörgrenze sich durch Steigerung der Intensität beliebig erhöhen läßt, für die Theorie des Hörens ist, ist schon oben kurz erwähnt worden. Auf Einzelheiten kann hier in diesem Rahmen nicht eingegangen werden.

Sehr wichtig verspricht das eingehende Studium des behandelten Gebietes für die Klinik zu werden. Obgleich erst wenige einschlägige Arbeiten vorliegen, kann doch schon folgendes gesagt werden:

Die Feststellung der Hörfähigkeit eines Gehörkranken nach den bisherigen Methoden (Stimmgabeln, Pfeifen undefinierter Schallintensität) liefert nur ein sehr lückenhaftes Bild. Das Ideal wäre, von jedem Patienten die gesamte Hörfläche nach Art der Abb. 120 aufzunehmen. Nach FLETCHER und WEGEL (zitiert auf S. 539) kann man schon aus der Lage der Schwellenkurve wichtige Schlüsse ziehen: liegt sie um eine Zehnerpotenz (im Dynenmaße) höher als beim Durchschnitt der Menschen, so kann die Versuchsperson noch als normal gelten; selbst wenn die Schwellen auf das Hundertfache erhöht sind, ist die Schwerhörigkeit nicht störend. Erst Erhöhung auf das Tausendfache bereitet dem Verständnis der Umgangssprache leichte Schwierigkeiten; bei 10 000facher sind Hörapparate unbedingt nötig, und bei 100 000facher nützen auch diese nichts mehr, weil die Tastempfindungs- oder Schmerzgrenze zu nahe liegt.

---

[1]) ZWAARDEMAKER, H.: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 32, S. 53. 1891; Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 24, S. 280 u. 303. 1893.

[2]) GILDEMEISTER, M.; Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 50, S. 161. 1918.

[3]) Eine neuere Arbeit zu diesem Thema: B. F. ZUEHL: Psychol. Monogr. Bd. 31, S. 83. 1922 (zitiert nach RONAS Ber. üb. d. ges. Physiol. u. Pharmakol. Bd. 15, S. 115).

[4]) FRANK: Zitiert auf S. 537.

Gewöhnlich sind aber die Schwellen nicht gleichmäßig erhöht, sondern es bestehen mehr oder minder schmale Ausbuchtungen nach oben, Hörlücken[1]). Es ist wichtig, ob diese ins Sprachgebiet hineinreichen oder nicht. In Abb. 119 ist engschraffiert das für die Sprachverständigung wichtigste normale Intensitätsfrequenzgebiet, weitschraffiert das weniger wichtige Gebiet (nach Angaben von Wegel) eingezeichnet. Aus dem Verlauf der Schwellenkurve auf Abb. 120 sieht

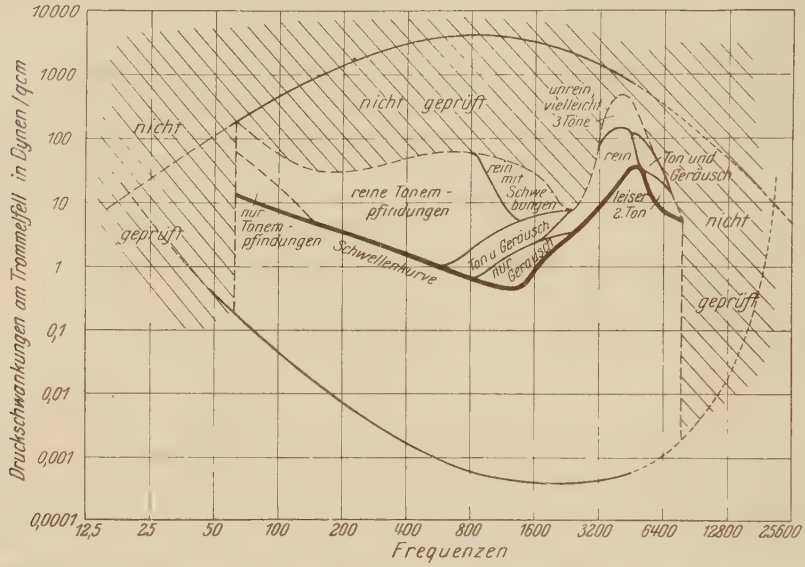


Abb. 120. Klinischer Befund bei einem Schwerhörigen, nach Wegel (vgl. dazu Abb. 119).

man, daß der untersuchte Patient Töne, die für die Sprache sehr wichtig sind, schlecht hört, und daß deshalb sein Sprachverständnis gelitten haben wird. Man kann daraus auch entnehmen, welche Tongebiete hauptsächlich durch eine Prothese verstärkt werden müssen und in welchem Grade, und welcher Bereich umgekehrt nur wenig verstärkt werden darf, damit nicht Belästigung durch Tast- oder Schmerzempfindungen auftritt.

Zum Schluß sei an Hand der Abb. 120 noch darauf hingewiesen, daß die in diesem Kapitel verwendete Darstellungsart ein sehr übersichtliches Bild selbst verwickelter klinischer Befunde gibt[2]).

[1]) Manchmal auch bei sog. Normalen. — S. auch die Angaben bei M. Wien: Zitiert auf S. 538, ferner bei J. P. Minton: Zitiert auf S. 539.

[2]) Zusatz bei der letzten Durchsicht: Eine andere physiologisch und klinisch wichtige Darstellungsart ist in den Arbeiten von J. I. Dowling und R. L. Wegel (Laryngoscope Bd. 35, S. 525. 1925) und M. A. Goldstein (ebenda S. 538) verwendet worden. Siehe die Besprechungen in Ronas Ber. üb. d. ges. Physiol. u. Pathol. Bd. 33.

Hörprüfungen bei Normalen und Kranken.

Von

Johannes Teufer

Leipzig.

Zusammenfassende Darstellungen.

Lehrbücher, Monographien und Sammelreferate[1]) über Hörprüfungen: Bezold, F.: Über die funktionelle Prüfung des menschlichen Gehörorgans. Gesammelte Abhandlungen und Vorträge. Wiesbaden. I. Teil 1897; II. Teil 1903; III. Teil 1909. — Brühl, Gustav: Die Funktionsprüfung des Gehörorgans. In Katz u. Blumenfeld, Handb. d. spez. Chir. d. Ohres u. d. oberen Luftwege Bd. II. 1. u. 2. Aufl. Leipzig 1924. — Hornbostel, E. M. v.: Physiologische Akustik. Übersichtsreferat. Jahresber. üb. d. ges. Physiol. 1922. — Kobrak, F.: Die Funktionsprüfungen des Ohres (Prüfungen des Gehörs und des Bogengangsapparates). Leipzig 1911. — Möller, Jörgen: Die Untersuchung der akustischen Funktion des Ohres. Sammelreferat. Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 2, S. 1—26. 1904; und Bd. 6, S. 243 bis 266. 1908. — Rauch, Maximilian: Die Funktionsprüfung des akustischen und statischen Labyrinths. Wien u. Berlin 1924. — Schaefer, Karl L.: Untersuchungsmethodik der akustischen Funktionen des Ohres. In Robert Tigerstedt: Handb. d. physiol. Methodik Bd. III, 1. Hälfte. Leipzig 1914. — Sonntag, A. u. H. J. Wolff: Anleitung zur Funktionsprüfung des Ohres (Prüfung des Gehör- und Gleichgewichtsapparates). 2. verb. Aufl. Berlin 1920.

Ausführliche Kapitel über Hörprüfungen finden sich u. a. in folgenden Lehrbüchern der Ohrenheilkunde: Bezold. F.: Lehrb. d. Ohrenheilk., Wiesbaden 1906. — Boenninghaus, Georg: Lehrb. d. Ohrenheilk. Berlin 1908. — Politzer, A.: Lehrb. d. Ohrenheilk. Stuttgart 1908. — Schwartze, Hermann: Handb. d. Ohrenheilk. Leipzig 1893. — Urbantschitsch, V.: Lehrb. d. Ohrenheilk. Berlin-Wien 1910.

Hinsichtlich der akustischen Physiologie und Physik sei schließlich noch auf folgende Werke hingewiesen: Auerbach, F.: Akustik. In Winkelmann: Handb. d. Physik Bd. II. 2. Aufl. Leipzig 1909. — Chladni: Die Akustik. Leipzig 1802. — Edelmann, M. Th.: Leitfaden der Akustik für Ohrenärzte. Berlin 1911. — Helmholtz, Hermann v.: Die Lehre von den Tonempfindungen. 1. Ausg. Braunschweig 1863; 5. Ausg. 1896. — Musehold, Albert: Allgemeine Akustik und Mechanik des menschlichen Stimmorgans. Berlin 1913. — Preyer, W.: Über die Grenzen der Tonwahrnehmung. Jena 1876. — Preyer, W.: Akustische Untersuchungen. Jena 1879. — Schaefer, Karl L.: Der Gehörssinn. In Nagel: Handb. d. Physiol. d. Menschen Bd. III. Braunschweig 1905. — Schaefer, Karl L.: Physiologische Akustik. In Tabulae biologicae, herausgegeben von C. Oppenheimer und L. Pincussen, Bd. 1, S. 335—343. 1925. — Stumpf, C.: Tonpsychologie. Leipzig 1883 und 1890. — Tyndall: Der Schall. 3. deutsche Aufl. Braunschweig 1897. — Waetzmann, Erich: Die Resonanztheorie des Hörens. Als Beitrag zur Lehre von den Tonempfindungen. Braunschweig 1912.

Die Hörprüfungen des gesunden und des kranken Ohres beruhen im Prinzip auf denselben physiologischen Grundlagen; man sollte daher annehmen, daß ein wesentlicher Unterschied zwischen ihnen nicht bestände. Es haben sich indessen im klinischen Gebrauch bestimmte Normen herausgebildet, welche

[1]) Die in den Sammelreferaten zusammengestellte ältere Literatur wird im folgenden nicht einzeln aufgeführt.

weniger auf die allgemeine Leistungsfähigkeit des zu untersuchenden Ohres eingestellt sind, als vielmehr einige charakteristische Momente hervorzuheben suchen, in welchen sich das kranke Ohr von dem funktionstüchtigen unterscheidet. Die klinische Untersuchung hat zugleich möglichst Auskunft zu geben über Ursache und Sitz der Hörstörung. Aus praktischen Gründen muß sie für den Untersucher technisch leicht zu handhaben sein und soll an den durch seine Krankheit in seinem Allgemeinbefinden oft stark beeinträchtigten Patienten nicht dieselben psychischen Anforderungen stellen, die man etwa einer gesunden Versuchsperson zumuten darf. So kommt es, daß sich unter den Hörprüfungen bei Kranken Methoden finden, die für eine Prüfung des gesunden Ohres nicht fein genug wären und in ihren Kautelen den Ansprüchen wissenschaftlicher Exaktheit nicht genügen würden.

Die Hörprüfung des normalen Ohres entbehrt die einheitliche Tendenz, die der klinischen Hörprüfung zugrunde liegt. Sie richtet sich je nach der Fragestellung, welche der Untersucher seiner Arbeit gesetzt hat. In vielen Fällen, wie z. B. bei der Untersuchung des Problems der Schallokalisation, ist die notwendige Apparatur einfach, und die Technik der Hörprüfung tritt gänzlich in den Hintergrund. Umgekehrt können mitunter Fragen der akustischen Physik derartig in der Versuchsanordnung überwiegen, daß diese eher in das Gebiet einer physikalischen Untersuchung als in das einer biologischen Hörprüfung zu verweisen ist. Die ganze Experimentalphysik berührt sich ja letzten Endes mit der Sinnesphysiologie, in dem Augenblick nämlich, wo die Ergebnisse des physikalischen Experiments dem menschlichen Gehirn mit Hilfe der Sinnesorgane zugeleitet werden; daß man diese Überleitung in Gestalt der „persönlichen Gleichung" mathematisch formuliert hat, ist lediglich eine bewußte Konzession an die genannte Tatsache. — Der Vollständigkeit halber müssen schließlich an dieser Stelle noch alle die Apparate genannt werden, welche die mechanischen Verhältnisse der Anatomie und Physiologie des Ohres nachahmen und auf diese Weise einen Einblick in die einzelnen Bedingungen der Funktion des Ohres zu geben suchen.

Es ist ganz unmöglich, im folgenden alle Hörprüfungen bei Normalen und Kranken lückenlos aufzuführen. Insbesondere hinsichtlich der Grenzgebiete muß auch auf die anderen Kapitel dieses Bandes verwiesen werden.

Die Hörprüfung mit der Sprache.

Das natürlichste Mittel zur Untersuchung der Hörfähigkeit ist die menschliche Sprache. Sie steht uns als Schallquelle nicht nur jederzeit zur Verfügung, ihr Prüfungsergebnis gibt uns auch gleichzeitig einen Einblick, in welchem Maße das untersuchte Ohr den praktisch wichtigsten Ansprüchen gerecht zu werden vermag. In der Klinik prüft man daher nicht die generelle, sondern die spezifische Schwelle der Hörfähigkeit für die Sprache, d. h. man fragt nicht, ob das gesprochene Wort überhaupt gehört, sondern ob es auch richtig verstanden worden ist. Indem man dabei den Patienten das Testwort nachsprechen läßt, hat man jederzeit eine Kontrolle über den Ablauf der Perzeption.

Daß die Hörprüfungen in einem ruhigen Raum vorgenommen werden müssen, daß der Patient den Untersucher dabei nicht ansehen und nicht vom Mund ablesen darf usw., sind Versuchsbedingungen, welche sich von selbst verstehen.

Die Hörprüfung kann man binaural, für beide Ohren zugleich, und monaural, für jedes Ohr einzeln, anstellen. Die binaurale Hörprüfung wird insbesondere da in Frage kommen, wo man ein Bild davon gewinnen will, wieviel ein Patient

trotz herabgesetzter Hörfähigkeit im praktischen Leben noch zu hören vermag; also bei Begutachtungen, bei der Verordnung von Hörapparaten usw. Über den Wert und die Zuverlässigkeit der binauralen Prüfungen sind die Meinungen geteilt. Während Pohlmann und Kranz fanden, daß die Hörschärfe zweiohrig nur sehr wenig größer sei als einohrig und der Unterschied kaum über das durch Aufmerksamkeitsschwankungen bedingte Maß hinausgehe[1]), haben verschiedene andere Autoren bei binauralem Hören eine bedeutend bessere Hörschärfe festgestellt als bei monauralem. Urbantschitsch gibt als Erklärung dafür an, „daß die in Erregung versetzten akustischen Zentren der einen Seite auf die der anderen Seite erregend einwirken“[2]), während Politzer an eine einfache „Summierung der Sinnesreize“[3]) denkt. Nicht außer acht zu lassen ist jedenfalls, daß in jedem Raum, der nicht durch Ausschlagen der Wände mit Tuch für akustische Untersuchungen besonders präpariert ist, durch die Reflexion der Schallwellen rein physikalisch die Bedingungen für ein zweiohriges Hören günstiger sind als für ein einohriges.

Will man die Hörfähigkeit des einen Ohres allein prüfen, so ist es notwendig, das andere nach Möglichkeit auszuschalten, da man sonst nur das Prüfungsergebnis des besser hörenden Ohres erhält und so Täuschungen ausgesetzt ist. Es genügt dabei nicht, das andere Ohr durch Aufdrücken des Tragus an den Gehörgang oder Einführen eines Fingers einfach zuzuhalten. Wenn auch, wie Spangenberg gezeigt hat[4]), hierdurch eine wesentliche Herabsetzung der Tonwahrnehmung erzielt wird, so reicht diese doch nicht aus, um das Ohr gänzlich auszuschalten. Man hat daher den Ausweg gewählt, auf das Ohr, welches nicht geprüft werden soll, akustische Reize einwirken zu lassen. Der Nachteil, daß man dadurch zum wenigsten psychisch auch die Hörfunktion des anderen Ohres beeinflußt, wird reichlich ausgeglichen durch die sichere Gewähr, daß Testworte, welche der Patient trotzdem noch versteht, wirklich von dem zu prüfenden Ohr gehört werden. Wagener führt in das Ohr den angefeuchteten Finger ein und setzt ihn in schüttelnde Bewegung[5]) [6]). Kayser legt unter leichten Reibebewegungen die flache Hand fest auf die Ohrmuschel des Ohres, welches er zu ertauben wünscht[7]). Eine andere Methode will den Stiel der tönenden Stimmgabel in den Gehörgang einführen. Zu verwenden sind schließlich mehr oder minder auch die Methoden, welche unter den Kontrollversuchen zum Nachweis der einseitigen Taubheit unten beschrieben werden. Insbesondere sei auf die Lärmtrommel von Bárány, welche in der Klinik sehr viel benutzt wird, hier schon hingewiesen.

Für die Prüfung bedient man sich der Umgangs- und der Flüstersprache. Bei der Umgangssprache werden die Prüfungsworte gleichmäßig und deutlich, in gewöhnlicher Lautstärke ausgesprochen. Die Flüstersprache soll nach Bezold lediglich mit der Reserveluft erzeugt werden. Praktisch ist diese Vorschrift undurchführbar. Der Untersucher tut daher am besten daran, sich ein Flüstern

[1]) Pohlmann, A. G. u. F. W. Kranz: Binaural minimum audition in a subject with ranges of deficient acuity. Proc. of the soc. f. exp. biol. a. med. Bd. 21, S. 335—337. 1924.

[2]) Urbantschitsch, V.: Lehrb. d. Ohrenheilk., 5. Aufl. S. 491. Berlin-Wien 1910.

[3]) Politzer, Adam: Lehrb. d. Ohrenheilk., 5. Aufl. S. 142. 1908.

[4]) Spangenberg, Kurt: Über das Durchdringen von Schall durch Verschlüsse des Gehörganges mit besonderer Berücksichtigung der gangbaren Antiphone. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 6, S. 121—135. 1913.

[5]) Wagener: Zur Bestimmung der einseitigen Taubheit. Verhandl. d. dtsch. otol. Ges. auf der 21. Versamml. in Hannover. S. 155—159. Jena 1912.

[6]) Mauss, Wilhelm: Die Ausschaltung des anderen Ohres bei der monauralen Hörprüfung. Klin. Wochenschr. Bd. 3, S. 358—359. 1924.

[7]) Kayser: Ein einfacher Ersatz für den Lärmapparat. Zeitschr. f. Ohrenheilk. u. f. d. Krankh. d. Luftwege Bd. 62, S. 295. 1911.

anzugewöhnen, das der normale Mensch auf 5—6 m hört. Um ein Maß für den Grad der Herabsetzung der Hörfähigkeit zu haben, bestimmt man dann den Abstand, aus dem das Gesprochene eben noch verstanden wird. Wenn auch ein gesundes Ohr imstande ist, vorgesprochene Worte selbst in leiser Flüstersprache noch weit über diese Entfernung zu verstehen, so ist doch eine derartige Einschränkung zulässig, da Verringerungen in der Hörfähigkeit, welche außerhalb dieser Grenze liegen, für den Betroffenen praktisch ohne Belang sind.

Durch die Prüfung mit der Umgangssprache sind wir in der Lage, größere Ausfälle im Hörvermögen nachzuweisen. Für kleinere Hörstörungen ist uns die Flüstersprache ein feiner Indicator, wenn das Verständnis für Umgangssprache in den von uns geprüften Grenzen noch nicht wesentlich beeinträchtigt ist. Es sind zwar Fälle von Erkrankungen des schalleitenden Apparates bekannt, in denen die gewöhnliche Umgangssprache schlechter gehört wurde als Flüstersprache[1]). Wagener erhob einen derartigen Befund auch bei einer Meningitis carcinomatosa[2]). Im allgemeinen kommt aber, wie Esch mit Recht hervorhebt[3]), ein derartiges Verhältnis selten vor.

Die Sprachprüfung gibt uns indessen die Möglichkeit zu noch feineren Differenzierungen in der Diagnosenstellung. Schon das normale Ohr hört die einzelnen Worte je nach den Vokalen und Konsonanten, aus denen sie zusammengesetzt sind, verschieden weit. Worte, deren Sprachkomponenten dem oberen Bereich der Tonskala angehören, werden viel besser und weiter gehört als solche in mittleren und tiefen Tonlagen. Während von phonetischer und sprachpsychologischer Seite aus Klanganalysen der einzelnen Worte und ihrer Bestandteile vorgenommen worden sind[4]), haben nun zahlreiche Forscher untersucht, wie sich das kranke und geschädigte Ohr in seiner Hörfähigkeit zu den akustischen Eigenschaften des Testwortes verhält[5]).

---

[1]) Bruck, Franz: Die Hörweite für Umgangssprache und Flüstersprache bei Schwerhörigkeit. Dtsch. med. Wochenschr. Bd. 43, S. 240. 1917. — Bruck, Franz: Wann wird bei Schwerhörigkeit die gewöhnliche Umgangssprache schlechter gehört als die Flüstersprache? Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 5, S. 121. 1923. — Bruck, Franz: Über die Hörweite der Umgangssprache und Flüstersprache bei Schwerhörigkeit. Bemerkungen zu Rudolf Panses Arbeit „Flüstern und Stimme" im 21. Band dieser Beiträge. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 22, S. 237. 1925.

[2]) Wagener, O.: Zur Pathologie des Ohres bei Meningitis carcinomatosa. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 14, S. 83—92. 1920.

[3]) Esch, A.: Über Begutachtung von Ohrenkranken. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 17, S. 223—242. 1921.

[4]) Es seien hier nur einige neuere Arbeiten aufgeführt: Abraham, O.: Töne und Vokale in der Mundhöhle. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane. Bd. 74. 1916. — Panconcelli-Calzia, G.: Zur objektiven Akumetrie mittels der Lautsprache. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 10, S. 240—264. 1918. — Stumpf, C.: Zur Analyse geflüsterter Vokale. Ebenda Bd. 12, S. 234—254. 1919. — Trendelenburg, Ferdinand: Objektive Klangaufzeichnung mittels des Kondensatormikrophons. Wiss. Veröff. a. d. Siemens-Konzern Bd. 3, S. 43—66. 1924. — Trendelenburg, Ferdinand: Objektive Aufzeichnung der feineren Struktur der Vokale. Klin. Wochenschr. Jg. 3, S. 808—809. 1924.

[5]) Anthon, W.: Über die Wahrnehmung der Flüsterlaute Sch, S, Ch (palatinale) und F bei verminderter Hörschärfe, insbesondere gegenüber den höchsten Tönen. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 10, S. 92—99. 1924 (Kongreßbericht). — Claus, G.: Veränderungen des Hörvermögens für geflüsterte und gesprochene Laute bei abwärts fortschreitender Einengung der oberen Tongrenze. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 19. S. 294—304. 1923. — Muck, O.: Das Verhalten psychogen traumatisch Hörgestörter bei Prüfung mit der Flüstersprache. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 2, S. 255—259. 1922. — Panse, Rudolf: Flüstern und Stimme. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 21, S. 171—183. 1924. — Semidei, Nieddu: Über die funktionelle Untersuchung des Gehörorgans mittels der Sprache. (Sammelreferat.) Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 3, S. 233—240. 1905. — Stumpf, C.: Veränderungen des Sprachverständnisses bei abwärts fortschreitender Vernichtung der Gehörsempfindungen. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 17, S. 182—190. 1921. —

Es ergab sich dabei, daß sich vielfach aus der Sprachprüfung Rückschlüsse auf die Art der Schwerhörigkeit ziehen lassen: Ist das Verständnis für Laute der oberen Zone der Skala, wie s, f, ch, i, gestört, so spricht der Befund für eine Nerven- oder Labyrinthschädigung. Eine Beeinträchtigung der Glieder der tiefen Zone, wie m, n, r, h, o, u, ist ein Zeichen, daß die Störung im schallleitenden Apparat ihren Sitz hat. B, p, f, w, d, t, k, g, a, e schließlich gehören der mittleren Lage an.

Es lag nahe, diese Unterscheidungsmöglichkeiten systematisch für Zwecke der Diagnostik heranzuziehen und bestimmte Laut- und Wortgruppen aufzustellen, statt der gebräuchlichen Art, mit den Zahlwörtern zwischen 1 und 100 oder beliebigen Worten der Konversationssprache zu prüfen. Neben den älteren Reihen, welche von O. Wolf[1]), Zwaardemaker[2]), Quix[3]), Reuter[4]), Bárány[5]) und anderen[6]) aufgestellt wurden, ist insbesondere auf die hinzuweisen, welche in neuerer Zeit Lampert[7]) veröffentlicht hat.

Lampert sucht die Mängel der früher aufgestellten deutschen Wortreihen, welche teils zu wenig oder auch direkt sinnlose Worte enthalten, teils gewisse sprachphysiologische Bedingungen nicht erfüllen, durch Aufstellung neuer Prüfungstabellen zu beheben. Die Testworte, welche gewöhnlich in zugewandter Flüstersprache angewandt werden sollen, sind so geordnet, daß sie von den oberen zu den tiefen Tonlagen übergehen. Einige Reihen seien hier als Probe wiedergegeben.

I. Konsonantische Reihen.

a) Der Wechsellaut ist Anlaut			b) Der Wechsellaut ist Inlaut			c) Der Wechsellaut ist Auslaut		
See	fasse	Fund	leise	lasen	Ast	Saal	steif	Gras
Fee	lasse	Schund	leite	laben	Acht	Saar	steig	Grab
geh	Masse	und	leide	laden	alt	Saat	Steiß	Grad
Weh	nasse	Hund	leime	lagen	Amt	saß	steil	Graf
Tee	Gasse	kund	leihe	Laken	Akt	sah	Stein	Gral
Reh	Kasse	Mund	Leiche		Abt			Gram
	passe	wund	Leine		Axt			
	Rasse	rund						

Veis, Julius: Flüstersprache und Konversationssprache in ihren Beziehungen zueinander. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 90, S. 200—211. 1913. — Veis: Über das Verhältnis der Flüstersprache zur Konversationssprache. 1. Versamml. d. südwestdtsch. Hals-, Nasen- u. Ohrenärzte in Heidelberg 1923. Zentralbl. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 4, S. 264. 1924.

[1]) Wolf, Oskar: Sprache und Ohr. Akustisch-physiologische und pathologische Studien. Braunschweig 1871. — Wolf, Oskar: Neue Untersuchungen über Hörprüfung und Hörstörungen. Arch. f. Augen- u. Ohrenheilk. Bd. 3, 2. Abt., S. 35—55 u. Bd. 4, 1. Abt., S. 125—161. 1874. — Wolf, Oskar: Hörprüfungsworte und ihr differentiell-diagnostischer Wert. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 20, S. 200—206. 1890. — Wolf, Oskar: Die Hörprüfung mittels der Sprache. Ebenda Bd. 34, S. 289—311. 1899.

[2]) Zwaardemaker, H. u. F. H. Quix: Onderzoekingen van het phys. laboratorium te Utrecht, 5 reeks. Bd. 5. 1904.

[3]) Quix, F. H.: Voordracht over ontmaskereing van doofheidssimulanten. Militair-geneesk. tijdschr. 1903. — Quix, F. H.: Determination de l'acuite auditive pour les sons chuchotés et pour ceux du diapason. Ann. des malad. de l'oreille, du larynx, du nez et du pharynx Bd. 30, 2. Abt., S. 224—247. 1904.

[4]) Reuter, C.: Beitrag zur Prüfung der Gehörschärfe mit der Flüsterstimme. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 47, S. 91—99. 1904.

[5]) Bárány: Worttabellen zur Hörprüfung. Verhandl. d. dtsch. otol. Ges. auf der 19. Versamml. in Dresden. S. 110—113. Jena 1910.

[6]) Für die italienische Sprache: Papale, R.: La tonalità dei componenti le scale ototipiche più comuni. Pubbl. d. clin. oto-rino-laringol. d. univ. di Napoli Bd. 3, S. 7—42. 1923.

[7]) Lampert, Heinrich: Die Mängel der bisherigen Hörprüfung mit der Sprache und ein Versuch zur Besserung. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 5, S. 69—91. 1923. — Lampert, Heinrich: Die Sprache, das natürlichste und beste Hörprüfungsmittel für den Praktiker. Münch. med. Wochenschr. Bd. 71, S. 333—334. 1924.

II. Vokalische Reihen.

a) Der Wechsellaut als Anlaut	b) Der Wechsellaut als Inlaut			c) Der Wechsellaut als Auslaut		
ihr	mies	Rübe	Riemen	Ski (gespr. Schi)	Reh	sie
er	Mais	reibe	rühmen	scheu	reih	See
Öhr	Maß	Rebe	reimen	Schah	Reu'	sei
Ar	Maus	Rabe	räumen	Schuh	rauh	so
Ohr	Moos	raube	Rahmen	schau	roh	Sau
Uhr	Mus	Robe	raumen		Ruh	

Die Bestimmung der oberen und unteren Hörgrenze.

Schon aus der Sprachprüfung läßt sich, wie wir sehen, entnehmen, ob bei einem Patienten die obere oder untere Hörgrenze pathologisch eingeschränkt ist. Wir stellen zwar nicht die absolute Hörgrenze selbst fest, aber wir prüfen die Funktionstüchtigkeit für Sprachlaute, deren Tonlage sich in ihrer Nähe befindet. Zu gleichem Zweck lassen sich auch andere Schallquellen verwenden. Insbesondere die Prüfung der oberen Tonlagen läßt sich in der Praxis des klinischen Betriebes wesentlich vereinfachen, indem man nach Uffenorde[1]) die Hördauer durch Luftleitung für die c^5-Stimmgabel mißt. Es ist ratsam, dabei eine Stimmgabel zu verwenden, die wenigstens 25—30 Sekunden zum Abklingen braucht[2])[3]). In den meisten Fällen wird der Kliniker ohne Schwierigkeit allein aus dem Stimmgabelbefund entnehmen können, ob bei einem Patienten eine Nerven- oder Labyrinthschwerhörigkeit vorliegt oder nicht. Eine weitere Sicherung kann er sich im übrigen unschwer verschaffen, wenn er noch den Befund für c^4 zum Vergleich heranzieht. — Für die Prüfung der unteren Tongrenze wird in entsprechender Weise meistens die Gabel G_1 benutzt.

Neben diesen Methoden können wir auch die Hörgrenzen direkt bestimmen. Gewiß haften den bis jetzt üblichen Verfahren, wie Gildemeister im vorhergehenden Abschnitt dieses Bandes nachweist, erhebliche Fehler an[4]). Die Tatsache, daß die gemessenen Tongrenzen weiter herauf- bzw. herabrücken würden, wenn wir nur mit stärkeren Schallquellen prüfen könnten, als sie uns gewöhnlich zur Verfügung stehen, macht sich gerade bei der Untersuchung von Schwerhörigen besonders störend bemerkbar. Kalähne hat schon durch eine ganz einfache Verstärkung des Stimmgabeltones mit Resonatoren diese Ungenauigkeit nachweisen können[5]). Solange wir indes kein elektrisches Hörmeßgerät besitzen, welches auch in praktischer Hinsicht geeignet ist, Allgemeingut aller Ohrenärzte zu werden, wird man sich mit den einfacheren Verfahren zu behelfen haben. Man wird danach streben müssen, sie sorgfältig auszubauen und ihnen soviel wie möglich von ihren Mängeln zu nehmen.

Wohl die meisten Untersuchungen und Umgestaltungen hat in diesem Sinne die Galtonpfeife erfahren. Von Francis Galton zuerst beschrieben[6]),

[1]) Uffenorde, W.: Die Prüfung des Hörnervenapparates mit der c^5-Stimmgabel. Dtsch. med. Wochenschr. Bd. 48, S. 120—122. 1922.

[2]) Vogel, Herbert: Über die Verkürzung der Hördauer der c^5-Stimmgabel bei Nervenschwerhörigkeit infolge Detonationsschädigung. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 18, S. 265 bis 267. 1922.

[3]) Möller, Jörgen: Über die Verkürzung der Hördauer der c^5-Stimmgabel bei Nervenschwerhörigkeit infolge Detonationsschädigung. (Bemerkungen zu der Abhandlung von H. Vogel.). Passow-Schaefers Beitr. Bd. 19, S. 104. 1923.

[4]) S. auch Martin Gildemeister: Über die obere Hörgrenze. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 13, S. 238—243. 1919.

[5]) Kalähne, Waldemar: Über den Einfluß der Tonintensität auf die Wahrnehmung tiefer Töne bei Schwerhörigkeit. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 5, S. 237—248. 1912.

[6]) Galton, Francis: Inquiries into Human Faculty and its Development. London 1883.

wurde sie von Edelmann mehrfach verändert[1]). Verschiedene Autoren haben ihre Anwendbarkeit für die otiatrische Diagnostik geprüft[2]), die Arbeiten Karl L. Schaefers führten zur Konstruktion eines neuen Modells[3]), dem wegen seiner bequemen Handhabung eine weite Verbreitung gewiß ist. Die Galtonpfeife gestattet es, ziemlich laute Töne in den Lagen der oberen Hörgrenze zu produzieren. Das dabei erzeugte Blasegeräusch läßt sich durch Einführen des Fingers in den Gehörgang unschwer ausschalten, während die hohen Töne diesen Verschluß ohne Beeinträchtigung durchdringen. Übrigens ist das Blasegeräusch bei den neuesten, technisch sehr exakt gearbeiteten Modellen auf ein Minimum reduziert. Ein möglichst konstanter Anblasedruck wird durch einen Gummiballon erzeugt, der selbst bei stärkstem Zusammenpressen nur einen bestimmten Höchstdruck zu liefern vermag. Die Edelmannsche Pfeife ist mit einem einfachen Gummiballon versehen, während bei dem neuen Schaeferschen Modell ein Doppelgebläse Verwendung findet. Letzteres hat den Vorteil, daß man damit einen beliebig lang erklingenden Ton produzieren kann. Ein weiterer Vorzug der neuen Schaeferschen Konstruktion besteht darin, daß bei ihr nicht die Maulweite entsprechend der Länge der Pfeife reguliert zu werden braucht, dem Untersucher mithin das Ablesen und Stellen einer Skala erspart wird.

Exakter als die Galtonpfeife arbeitet das in der Klinik ebenfalls gern benutzte Monochord. Da bei ihm die Fehlerquellen, die in dem schwankenden Anblasedruck der Galtonpfeife liegen, in Fortfall kommen, ist es eine physikalisch einwandfreie Schallquelle. Zudem läßt sich durch Aufsetzen seines einen Endes auf den Warzenfortsatz auch die Kopfknochenleitung prüfen. Diesen Vorzügen steht der Nachteil gegenüber, daß die erzeugten Töne bedeutend leiser sind als bei der Galtonpfeife. Die beiden gebräuchlichsten Modelle sind die von F. A. Schulze[4]) und von Struycken[5]) angegebenen. Unter den Arbeiten, welche

[1]) Edelmann, M. Th.: Studien über die Erzeugung sehr hoher Töne vermittels der Galtonpfeife (Grenzpfeife). Ann. d. Physik Bd. 2. 1900. — Edelmann, M. Th.: Fortschritte in der Herstellung der Galtonpfeife (Grenzpfeife). Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 36, S. 330 bis 342. 1900. — Edelmann, M. Th.: Neue Eichungsweise und Verbesserung der Galtonpfeife. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 3, S. 261—267. 1910. — Edelmann, M. Th.: Die Edelmannsche Grenzpfeife. Mitt. Nr. 10 a. d. Physik.-mechan. Inst. von Prof. Dr. M. Th. Edelmann u. Sohn, München 1914.

[2]) Doederlein, Wilhelm: Über die exakte Bestimmung der oberen Hörgrenze mittels der Galtonpfeife. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 17, S. 81—100. 1921. — Hegener, J.: Über die Tonbildung bei der Edelmannschen Galtonpfeife und deren Verwendung zur Bestimmung der physiologischen und pathologischen oberen Hörgrenze. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 1, S. 321—350. 1908. — Hegener, J.: Über die Zuverlässigkeit der Neueichung und Verbesserung der Galtonpfeife durch Prof. Edelmann. Ebenda Bd. 3, S. 413—426. 1910. — Helmholz, W.: Vergleich zwischen der Galtonpfeife und dem Schulzeschen Monochord zur Bestimmung der oberen Hörgrenze. Inaug.-Dissert. Berlin 1910. — Myers, Charles S.: On the pitch of Galton-whistles. Journ. of physiol. Bd. 28. 1902.

[3]) Schaefer, Karl L.: Das Schwingungszahlengesetz der Galtonpfeife bei konstantem und mittelstarkem Anblasedruck. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 16, S. 1—13. 1921. — Schaefer, Karl L.: Über die Galtonpfeife. Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 7, S. 325—329. 1922. — Schaefer, Karl Ludolf: Das Schwingungszahlengesetz der Galtonpfeife bei hohem und niedrigem Anblasedruck. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 20, S. 142—147. 1923. — Schaefer, Karl Ludolf: Eine neue Form der Galtonpfeife. Ebenda Bd. 21, S. 191—196. 1924.

[4]) Schulze, F. A.: Monochord zur Bestimmung der oberen Hörgrenze und der Perzeptionsfähigkeit des Ohres für sehr hohe Töne. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 56, S. 167 bis 173. 1908. — Schulze, F. A.: Die obere Hörgrenze und ihre exakte Bestimmung. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 1, S. 134—151. 1908.

[5]) Struycken, H. J. L.: Die obere Hörgrenze für Luft- und Knochenleitung. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 3, S. 406—412. 1910. — Struycken, H. J. L.: Beobachtungen über die physiologische obere Hörgrenze für Luft- und Knochenleitung. Ebenda Bd. 5, S. 1—6. 1912.

sich mit ihrer Verwendbarkeit beschäftigen[1]), ist eine Abhandlung von Schaefer von besonderer Bedeutung. Schaefer zeigte, wie man durch Erzeugung von Transversaltönen auch Töne unterhalb der fünfgestrichenen Oktave bis etwa zu *gis*^{1} produzieren und so den Tonumfang des Monochords vergrößern kann[2]). Da der höchste Transversalton dem tiefsten Longitudinalton sehr nahe kommt, ist mit dem Monochord auf diese Weise eine nahezu lückenlose Durchprüfung der ganzen oberen Hälfte der Tonskala möglich.

Die in der Literatur mitunter noch genannten Koenigschen Klangstäbe, Sirenen, Stimmplatten und Stimmgabeln in höchsten Tonlagen finden in der allgemeinen Untersuchungspraxis keine Verwendung mehr.

Die untere Tongrenze wird mit tiefen Stimmgabeln festgestellt. Zweckmäßig würden wegen ihrer größeren Tonintensität auch tiefe Orgelpfeifen sein; infolge ihrer umständlichen Apparatur kommen sie indessen nur für Laboratoriumszwecke in Frage.

Sowohl bei der Prüfung der oberen wie der unteren Tongrenze empfiehlt es sich, zuerst Reize, die außerhalb des Hörbereichs liegen, zu geben und sich allmählich den Schwellenwerten zu nähern, bei der oberen Grenze also mit den höchsten, bei der unteren mit den tiefsten Tönen zu beginnen.

Symptomatologisch ist die obere Hörgrenze eingeschränkt bei Nerven- und Labyrinthschwerhörigkeit. Eine solche Schwerhörigkeit kann die Folge sein von Lues, Otosklerose, Schallschädigungen, traumatischen Einwirkungen, welche den Hörnerven betroffen haben, wie Schädelbasisfrakturen, ferner Labyrinthitiden, Hirntumoren. Eine Einschränkung der unteren Tongrenze spricht für einen pathologischen Prozeß im Mittelohr, wie akute und chronische Otitiden, Tubenkatarrh, Otosklerose usw. Die genaue klinische Diagnosenstellung gründet sich hier wie auch sonst selbstverständlich nicht auf das einzelne Symptom, sondern berücksichtigt das aus der Gesamtheit der einzelnen Befunde sich ergebende Krankheitsbild[3]).

Die Hörprüfung mit der „kontinuierlichen Tonreihe".

Für Untersuchungen, welche die Töne aller Teile der Skala erfassen sollen, ist die „kontinuierliche Tonreihe" von Bezold-Edelmann das Instrumentarium der Wahl[4]). Sie besteht aus einem Satz Stimmgabeln, welcher mit Hilfe von Laufgewichten die Erzeugung sämtlicher Töne zwischen C_2 und c^3 ermöglicht (ferner zwei Pfeifen in den Tonlagen von c^2—a^3 und a^3—a^4). Ein kleiner Ergänzungssatz enthält außerdem die Gabeln g^3, c^4, g^4, c^5. Neben ihrer präzisen Bearbeitung zeichnen sich die Gabeln dadurch aus, daß sie „obertonfrei" sind;

[1]) Hegener: Vorschläge zur Bestimmung der oberen Tongrenze. Verhandl. d. dtsch. otol. Ges. auf der 17. Versamml. in Heidelberg. S. 73—83. Jena 1908. — Kalähne, Waldemar: Untersuchungen mittels des Struyckenschen Monochords über die Wahrnehmung höchster Töne durch Luft- und Knochenleitung. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 5, S. 157—180. 1912. — Wilberg, R.: Monochord und obere Hörgrenze. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 80, S. 83—101 u. 165—191. 1909.

[2]) Schaefer, Karl L.: Über eine Erweiterung der Anwendbarkeit des Struyckenschen Monochords. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 4, S. 376—382. 1911.

[3]) Weitere Literatur: Stefanini, A.: Die Grenzen der Tonwahrnehmung. (Sammelreferat.) Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 8, S. 249—263. 1910. — Wegel, R. L.: The physical examination of hearing and binaural aids for the deaf. Proc. of the nat. acad. of sciences Bd. 8, S. 155—160. 1922.

[4]) Bezold, F.: Eine kontinuierliche Tonreihe als Hörprüfungsmittel. Münch. med. Wochenschr. 1892. — Bezold, F.: Einige weitere Mitteilungen über die kontinuierliche Tonreihe, insbesondere über die physiologische obere und untere Tongrenze. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 23, S. 254—267. 1892. — Bezold, F.: Demonstration einer kontinuierlichen Tonreihe usw. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 13, S. 161. 1897.

d. h. genau genommen sind lediglich die hohen unharmonischen Obertöne ausgeschaltet, nicht aber „die erheblich nachteiligeren harmonischen, die man in jeder Edelmannschen Gabel wie in allen anderen mit Leichtigkeit physikalisch nachweisen kann, selbst wenn dies wegen ihrer psychophysiologischen Verschmelzung mit dem Grundton nicht mit bloßem Ohr gelingt[1])."

Beim Anschlag der Gabeln muß man sich, um Beschädigungen zu vermeiden, einer gewissen Technik bedienen. Tiefe Gabeln werden mit der Faust oder auf dem Daumenballen, die höheren durch einen gepolsterten Klöppel oder ein mit Leder besetztes Hämmerchen angeschlagen. Auch streicht man die Gabeln durch einen mit Kolophonium beschickten Violin-, Cello- oder Baßbogen an. Bei Gabeln mit langen Zinken kann man die Zinkenenden mit Daumen und Zeigefinger zusammendrücken und losschnellen lassen.

Um ein Maß für die Tonstärke zu gewinnen, sind die verschiedensten Versuche zur Erzielung eines immer gleichmäßigen Anschlages gemacht worden[2]). Mit keiner der zu diesem Zwecke ersonnenen mechanischen Einrichtungen erhält man indessen genau übereinstimmende Abklingezeiten.

Für den rein praktischen Gebrauch ist es daher das zweckmäßigste, sich unter Verzicht auf alle scheinbare Exaktheit eine bestimmte Art des Anschlags anzugewöhnen, für die hohen Gabeln z. B., indem man einen lose gehaltenen Holzspatel durch sein Eigengewicht auf die Gabel niederfallen läßt; als Maß für die Hörschärfe dient die Zeitdauer, in welcher der Stimmgabelton wahrgenommen wird, verglichen mit den Werten des normalhörenden Untersuchers.

Genauer als alle Methoden, welche von Anfang an eine bestimmte Amplitude zu erzeugen suchen, sind die Verfahren, welche sich von der Stärke des Anschlags unabhängig machen und auf optischem Weg die jeweilige Amplitude abzulesen gestatten. Die Gabeln von Gradenigo[3]) tragen zu diesem Zweck an den beiden Zinken je eine dreieckige Figur. Beim Schwingen der Zinken spaltet sich jedes der Dreiecke durch eine optische Täuschung zu zwei Dreiecken auseinander, welche entsprechend der Abnahme der Exkursionsbreite sich wieder zu der Grundfigur vereinigen. Modifikationen[4]) und Vorrichtungen zum genaueren Ablesen[5]) sind von verschiedenen Autoren angegeben worden, ohne die weite Verbreitung zu finden, deren sich die Gradenigosche Gabel erfreut. — An dieser Stelle ist auch auf die Messung der Hörschärfe hinzuweisen, die Waetzmann mit Hilfe der Interferenzmethode ausgeführt hat[6])[7]).

[1]) Schaefer: in Tigerstedts Handb., l. c. S. 238.

[2]) Dölger: Münch. med. Wochenschr. 1909. — Lucae: Zur Tonprüfung bei Schwerhörigen. Verhandl. d. dtsch. otol. Ges. auf der 8. Versamml. in Hamburg, S. 41—45. Jena 1899. — Ostmann, P.: Ein objektives Hörmaß und seine Anwendung. Wiesbaden 1903. — Ostmann: Vom objektiven zum einheitlichen Hörmaß. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 51, S. 237—249. 1906.

[3]) Gradenigo, G.: Studien und Vorschläge zur Messung der Hörschärfe. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 87, S. 123—133. 1912. — Gradenigo, G.: Arch. ital. di otol., rinol. e laringol. Bd. 9, S. 46.

[4]) Bloch: Über eine neue und zuverlässige Methode der Hörmessung. Verhandl. d. dtsch. otol. Ges. auf der 14. Versamml. in Homburg v. d. H., S. 108—113. Jena 1905. — Quix, F. H.: Die Hörmessung mit Stimmgabeln. Zeitschr. f. Ohrenheilk. u. f. d. Krankh. d. Luftwege Bd. 57, S. 228—246. 1909.

[5]) Struycken: Bestimmung der Gehörschärfe in Mikro-Millimetern. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 46, S. 378—385. 1904. — Struycken, H. J. L.: Vereinfachung der mikroptischen Stimmgabel und deren Verwendung. Acta oto-laryngol. Bd. 3, S. 362—371. 1921—1922.

[6]) Waetzmann: Vorschlag zu einer exakten Methode der Hörschärfebestimmung. Verhandl. d. dtsch. otol. Ges. auf der 19. Versamml. in Dresden, S. 90—94. Jena 1910. — Waetzmann: Über eine vereinfachte Methode zur Prüfung der Hörschärfe vermittels Interferenz. Zeitschr. f. Ohrenheilk. u. f. d. Krankh. d. Luftwege Bd. 63, S. 145—149. 1911.

[7]) Weitere Ausführungen über die Methoden zur Messung der Hörschärfe finden sich bei Schaefer: in Tigerstedts Handb., l. c., S. 348—369. Auch wurden u. a. von fol-

Einen längere Zeit anhaltenden gleichmäßigen Stimmgabelton erhält man durch eine elektromagnetische Erregung der Gabel.

Hält man die Gabel zur Prüfung der Luftleitung vor das Ohr der Versuchsperson, so ist zu beachten, daß sich der erzeugte Ton am stärksten in der Schwingungsebene der Gabelzinken ausbreitet, während er durch Selbstinterferenz schwach wird oder erlischt, sobald man eine Kante der Zinken dem Gehörgang nähert[1]). Am besten entfernt man die Gabel während des Abklingens des öfteren einmal vom Ohr.

Aus der Prüfung der Hördauer einer Reihe von Tönen ergibt sich das „Hörrelief". Für eine gewöhnliche klinische Untersuchung genügt es, aus jeder Oktave einen Ton herauszugreifen[2]). Nur für die Untersuchung von Taubstummen ist es nötig, das Netz enger zu spannen und die Skala in Intervallen von höchstens zwei Tönen durchzuuntersuchen. Auch dabei gehen, wie die elektrischen Hörmessungen ergeben[3]), noch viele Einzelheiten des Hörreliefs verloren. Doch reicht die Methode dazu aus, etwa vorhandene Hörinseln aufzudecken und so für die Unterrichtsweise des einzelnen Taubstummen wichtige Fingerzeige zu geben. —

Zur Verstärkung einzelner Töne, sowohl der Stimmgabeln als auch sonst zu klanganalytischen Zwecken, dienen Resonatoren. Unterhalb von G und oberhalb von g^3 ist jedoch eine gute Resonanz nicht mehr zu erzielen. Die von Helmholtz angegebenen Resonatoren sind auf einen Grundton abgestimmt, verstärken indessen auch in geringerem Maße die in seiner Nachbarschaft liegenden Töne. Um für jeden Ton das Optimum an Resonanz zu erzielen, konstruierte Edelmann eine „kontinuierliche Tonreihe aus Resonatoren mit Resonanzböden"[4]). Sie besteht aus fünf Resonatoren, welche sich durch besondere Einsatzstücke jedem Ton anpassen lassen. Handlicher ist der von Schaefer angegebene „kontinuierliche Resonatorenapparat"; er hat vier Resonatoren, deren Volumen sich durch Ineinanderschieben von zwei Hülsen nach Bedarf verändern läßt[5])[6]).

---

genden Autoren elektrische Hörmeßgeräte angegeben: Griessmann, Bruno: Neue Methoden zur Hörprüfung. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 16, S. 47—55. 1921; und Karl L. Schaefer und Georg Gruschke: Über einen neuen elektro-akustischen Apparat zur Hörschärfemessung mittels einer kontinuierlichen Tonreihe. Ebenda Bd. 16, S. 56—61. 1921.

[1]) Kiessling: Poggend. Ann. d. Physik u. Chem. Bd. 130, S. 177 ff. 1867.

[2]) Einige neuere Arbeiten über Stimmgabeluntersuchungen: Kielhauser, E. A.: Die Stimmgabel, ihre Schwingungsgesetze und Anwendungen in der Physik. Leipzig 1907. — Quix, F. H.: Bestimmung der Gehörschärfe auf physikalischer Grundlage. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 45, S. 1—31. 1903. — Schmidt-Hackenberg, W.: Über die Obertöne bei den Stimmgabeln der Bezold-Edelmannschen kontinuierlichen Tonreihe. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 13, S. 50—58. 1919. — Struycken, H. J. L.: Das Verhältnis der Klangstärke von reinen Stimmgabeln und von Pfeifentönen. Ebenda Bd. 10, S. 235—239. 1918. — Waetzmann, E.: Über die Schwingungsform von Stimmgabelstielen. Ebenda Bd. 3, S. 368 bis 373. 1910.

[3]) S. die Ausführungen von Gildemeister in dem vorhergehenden Kapitel dieses Bandes.

[4]) Edelmann, M. Th.: Kontinuierliche Tonreihe aus Resonatoren mit Resonanzböden. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 53, S. 340—342. 1907.

[5]) Schaefer, Karl L.: Ein kontinuierlicher Resonatoren-Apparat. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 3, S. 132—151. 1910.

[6]) Neuere Arbeiten über Resonatoren: Minton, John P. u. Robert Sonnenschein: Eine Untersuchung über die Schallverstärkung mittels des Schaeferschen Resonatoren-Apparates. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 19, S. 147—162. 1923. — Sonnenschein, Robert: Resonators with special reference to the Schaefer apparatus. Laryngoscope 1913. — Sonnenschein, Robert: Resonators as possible aid in tuning fork tests, a preliminary report. Ann. of otol., rhinol. a. laryngol. 1921.

Die Hörprüfung mit Geräuschen.

Als Schallquellen finden mitunter beliebige Geräusche Verwendung, wie sie durch Händeklatschen, Glocken, Gong, Trillerpfeife hervorgerufen werden. Man benutzt sie bei Kindern, mit welchen sich eine regelrechte Hörprüfung nicht anstellen läßt, um zu sehen, ob überhaupt durch einen akustischen Reiz eine Reaktion ausgelöst wird. Bei idiotischen und imbezillen Kindern versagt indessen auch dieses Mittel.

Eine Sonderstellung unter den Prüfungen mit Geräuschen nehmen diejenigen ein, bei welchen ein immer gleich starkes Geräusch dem Untersucher ein Maß für den Grad der Schwerhörigkeit geben soll. So spielte früher die Prüfung mit der Taschen- und Stoppuhr eine gewisse Rolle. Nicht allein die Luftleitung, sondern auch die Knochenleitung suchte man mit ihr zu prüfen. Die Nachteile dieses Verfahrens liegen auf der Hand: das Ticken der Uhr besteht aus wenigen hohen, nahe beieinanderliegenden Tönen, das Resultat der Prüfung läßt somit keine Rückschlüsse auf die allgemeine Hörfähigkeit zu und steht daher oft nur wenig mit den durch andere Prüfungsarten gewonnenen Ergebnissen in Einklang. Die Konstanz der Prüfung erstreckt sich jeweils nur auf die Uhr des Untersuchers, da die einzelnen Uhren in ganz verschiedener Stärke und Tonlage ticken.

Den letztgenannten Übelstand suchte Politzer durch die Konstruktion eines „einheitlichen Hörmessers" zu umgehen. Sein Akumeter besteht aus einem kleinen Stahlhammer, der aus immer gleicher Höhe auf einen Stahlzylinder niederfällt. Vorbedingung für die „Einheitlichkeit" ist selbstverständlich, daß die Bestandteile aller Modelle völlig miteinander übereinstimmen und der Stahlzylinder auf einen bestimmten Ton geeicht ist. Auch für den Akumeter gilt aber die Einschränkung, welche für die Uhr gemacht werden mußte. Der erzeugte Ton wird zudem von einem Normalhörenden auf 15 m Entfernung gehört und ist als Schallquelle für die Prüfung der leichteren Grade von Schwerhörigkeit zu laut[1]).

Die Prüfung der Kopfknochenleitung.

Da die physiologischen Verhältnisse der sog. Kopfknochenleitung schon in einem früheren Kapitel dieses Bandes ausführlich behandelt worden sind, braucht an dieser Stelle nur die Methodik der einzelnen Versuche beschrieben zu werden. Die Prüfungen, die man nach den Autoren, welche sie angegeben haben, als den Weber-, Rinne- und Schwabachschen Versuch zu bezeichnen pflegt, haben gegenüber all den bisher aufgeführten Methoden gemeinsam, daß sie den Weg, auf dem der Schall zugeleitet wird, untersuchen; die Tonhöhe berücksichtigen sie erst in zweiter Linie. Man verwendet sie in der Ohrenheilkunde, um sich, nachdem man den Grad der Schwerhörigkeit festgestellt hat, über Art und Ursache der Störung zu unterrichten.

Als Schallquelle kommt, neben gelegentlicher Verwendung von Monochord und Taschenuhr, in der Praxis nur die Stimmgabel in Frage. Außer bei dem Rinneschen Versuch, bei dem mitunter eine Durchprüfung mit mehreren Gabeln in verschiedenen Tonlagen von Interesse ist, reicht man mit einer einzigen Gabel in der Regel aus. Die Gabel soll etwa 20—30 Sekunden zum Abklingen brauchen; längere Zeiten ermüden den Patienten schnell, kürzere ergeben nur

[1]) Über zwei neue Akumeter s. R. Papale: Nuovo tipi di acumetro a dispersione di suono. Arch. ital. di otol. Bd. 33, S. 89—97. 1922.

grobe Messungen. Es empfiehlt sich, Gabeln der kleinen und der eingestrichenen Oktave zu wählen; bei Gabeln, die tiefer sind, stört das durch die Stielschwingung verursachte Vibrationsgefühl und veranlaßt den Patienten zu ungenauen Angaben; bei den hohen Gabeln, von c^2 an aufwärts, ist eine Unterscheidung der Luft- und Knochenleitung nicht möglich. Wie bereits im vorletzten Kapitel beschrieben, läßt sich die Zeit, während der der Patient das Abklingen hört, in Sekunden messen und so in beschränktem Umfang eine quantitative Prüfung erzielen.

Bei der Prüfung kann man den Stiel auf den Warzenfortsatz, den Scheitel, das Hinterhaupt, die Stirn, die Zähne aufsetzen. In der Praxis wählt man gewöhnlich die beiden erstgenannten Stellen.

a) Der Webersche Versuch[1]).

Der Ton einer Stimmgabel, deren Stiel man auf die Medianlinie des Scheitels setzt, wird von einer normalhörigen Versuchsperson mit beiden Ohren gleich stark wahrgenommen. Wird nun durch Einführen des Fingers der Gehörgang des einen Ohres verstopft, so wird der Ton auf dem verstopften Ohr bedeutend stärker gehört als auf dem anderen; der Weber wird, wie der Terminus technicus lautet, nach diesem Ohr „lateralisiert".

In pathologischen Fällen wird eine Lateralisation nach dem kranken Ohr bewirkt durch alle Affektionen, welche auf irgendeine Weise einen „Verschluß" des Gehörgangs und Mittelohrs verursachen, wie z. B. Cerumen, Mittelohrentzündungen, Trommelfelleinziehungen, Stapesankylosen. Besteht eine doppelseitige Mittelohrerkrankung, so wird der Ton auf dem schlechter hörenden Ohr wahrgenommen.

Besteht hingegen auf einem Ohr eine Innenohrschwerhörigkeit, so lateralisiert der Patient den Stimmgabelton nach dem gesunden Ohr.

Physiologisch betrachtet handelt es sich um zwei ganz verschiedene Vorgänge. Das eine Mal wird aus Gründen, über welche die Meinungen geteilt sind, der Ton auf dem Ohr gehört, dessen Schallzuleitung behindert ist. Im anderen Fall hört gewissermaßen das eine Ohr besser, weil das andere eben schlechter hört. Diagnostisch ergänzen sich aber die beiden Symptome so gut, daß man sie in den einen Versuch zusammenfaßt.

Greift eine Erkrankung des Mittelohrs auf das Labyrinth über, so wird oft der Weber, welcher zuerst nach dem kranken Ohr lateralisiert wurde, plötzlich auf das gesunde Ohr verlegt. Einen derartigen Wechsel in der Lateralisation bezeichnet Neumann als „zweiten Weber".

Der Webersche Versuch ist nur dann diagnostisch zu verwerten, wenn er sich zwanglos in das allgemeine Symptomenbild einfügt; für sich allein genommen ist er unsicher und nicht zuverlässig. Schon beim normalhörenden Menschen können ungleichmäßiger Bau der Warzenfortsätze, Stirn- und Kieferhöhlen, auch Verbiegungen der Nasenscheidewand eine Lateralisation nach einem Ohr bewirken[2]).

[1]) Weber, E. H.: De pulsu, auditu et tactu. Lipsiae 1834.

[2]) Literatur: Blegvad, N. Ril.: Einige Bemerkungen über den Weberschen Versuch. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 70, S. 51—77. 1907. — Claus, Hans: Über die physiologische Form des Weberschen Versuches. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 2, S. 463—470. 1909. — Gatscher, S.: Geräuschlokalisation und Webersche Versuch. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 57, S. 946—950. 1923. — Kreidl, Alois: Ein Paradoxon des Weberschen Versuches. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 58, S. 430—431. 1924. — Mackenzie, G. W.: Some remarks on the Weber, Schwabach and Rinne tests. Laryngoscope Bd. 32, S. 451—459. 1922. — Sonnenschein, Robert: Analysis of the Weber test in 100 cases. Laryngoscope 1911.

b) Der Rinnesche Versuch[1]).

Berührt man mit dem Stiel einer tönenden Stimmgabel die Kopfknochen, bis der Ton nicht mehr wahrgenommen wird, und hält nunmehr die Zinken der Gabel vor das Ohr, so wird der für die Knochenleitung verklungene Ton von einer normalhörigen Versuchsperson wieder gehört. Dieser Versuch vergleicht also das Verhältnis der Hördauer von Knochen- und Luftleitung. Man spricht von einem „positiven Rinne", wenn der Ton — wie normal — durch die Luftleitung länger gehört wird als durch die Knochenleitung, von einem „negativen Rinne", wenn das Umgekehrte der Fall ist.

Der Rinnesche Versuch spielt in der otologischen Diagnostik eine große Rolle[2]). Vornehmlich mit seiner Hilfe kann man feststellen, ob eine bestehende Schwerhörigkeit auf eine Erkrankung des Mittel- oder des Innenohres zurückzuführen ist.

Der negative Rinne ist ein Symptom aller Störungen im schallzuleitenden Apparat; er kommt durch die Behinderung der Luftleitung zustande. Bei Labyrinth- und Nervenschwerhörigkeiten dagegen ist die Hördauer durch die Kopfknochenleitung verkürzt, der Rinne also positiv. Rauch bezeichnet diesen Rinne als „kleinen Rinne"[3]), um anzudeuten, daß das scheinbar normale Verhältnis durch eine gleichmäßige Herabsetzung der beiden Leitungsarten zustande komme.

Auf gewisse diagnostische Schwierigkeiten einzugehen, die dadurch entstehen können, daß das eine Ohr eine Mittelohr-, das andere eine Innenohrschwerhörigkeit hat, ist hier nicht der Platz.

Einen Gradmesser für die Schwere des Schalleitungshindernisses erhält man, indem man nach Brühl den Rinneschen Versuch nicht mit einer einzigen Gabel, sondern mit Gabeln verschiedener Tonlagen, z. B. C, c, c^1, c^2, ausführt[4]). Man beginnt mit den tieferen Tönen und schreitet zu den höheren fort. Ist in dieser Reihe der Rinne einmal positiv ausgefallen, so bleibt er für alle höheren Gabeln ebenfalls positiv. Je höher die Gabel ist, bei der er positiv wird, desto schwerer ist die Schalleitungsstörung. — Gradenigo hat ein Verfahren angegeben, mit dem sich diese Methodik mittels eines elektrischen Hörmeßgerätes ausführen läßt[5]).

Vergleicht man das Verhältnis von Luft- und Knochenleitung für die obere Tongrenze mit dem Monochord, so ergibt sich, daß die obere Tongrenze für die

---

[1]) Rinne, A.: Beiträge zur Physiologie des menschlichen Ohres. Prager Vierteljahrsschrift f. d. prakt. Heilk. Bd. 1, S. 71. 1855.

[2]) Klinische Arbeiten: Bezold, Friedrich: Statistische Ergebnisse über die diagnostische Verwendbarkeit des Rinneschen Versuches. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 17, S. 153 bis 237. 1887 (und andere Arbeiten dieses Verf.). — Rohrer, F.: Der Rinnesche Versuch. Habilitationsschrift. Zürich 1885. — Sonnenschein, Robert: A suggestion regarding the Rinne test. Ann. of otol., rhinol. a. laryngol., Juni 1916. — Sonnenschein, Robert: An study of the Rinne test in one hundred cases. Laryngoscope 1922. — Sonnenschein, Robert u. John P. Minton: Use of tuning fork stem for both air and bone conduction in the Rinne test. Ann. of otol., rhinol. a. laryngol. Bd. 32, S. 85—96. 1923.

[3]) Rauch: Die Funktionsprüfung usw., zitiert auf S. 16.

[4]) Kisch, Bruno: Die Funktionsprüfung des Gehörorgans betreffende Beobachtungen. Klin. Wochenschr. Jg. 1, S. 657—658. 1922. — Kisch, Bruno: Münch. med. Wochenschr. Bd. 69, S. 415. — Kisch, Bruno: Ein Vorschlag betreffs Prüfung des Rinneschen Versuches. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 19, S. 247—248. 1923. — Möller, Jörgen: Bemerkung zu Prof. Kischs „Vorschlag betreffs Prüfung des Rinneschen Versuches". Ebenda Bd. 19, S. 329. 1923. — Wolff, H. J.: Über die Notwendigkeit, den Rinneschen Versuch mit Stimmgabeln in Oktavenspannung (C, c, c^1, c^2) auszuführen. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 6, S. 168—170. 1923. (Kongreßbericht.)

[5]) Gradenigo, G.: Sulla trasmissione ossea dei suoni e su alcuni metodi per misurala. Una nuova formula per la prova di Rinne. Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 7, S. 51—54. 1922.

Knochenleitung höher liegt als für Luftleitung. Bei Erkrankungen des schallperzipierenden Apparates kann sich diese Differenz bis zu einer Oktave vergrößern; gleichzeitig ist die obere Hörgrenze für Luft- und Knochenleitung dann erheblich herabgesetzt[1]).

c) Der Schwabachsche Versuch[2]).

Der Schwabachsche Versuch besteht in der Messung der Hördauer des Stimmgabeltones durch die Kopfknochenleitung. Die beim Patienten gefundenen Werte vergleicht man mit denen des normalhörigen Untersuchers. Gegenüber dem Rinneschen Versuch, welcher nur das Verhältnis zwischen Knochen- und Luftleitung bei derselben Person untersucht, stellt der Schwabach die absoluten Werte für die Kopfknochenleitung selbst fest. In der Praxis verbindet man oft beide Versuche miteinander.

Eine Verlängerung der Kopfknochenleitung bewirken die als Ursache für den negativen Ausfall des Rinneschen Versuches genannten Momente, die Schalleitungshindernisse. Sie ist pathognostisch für Gehörgangs- und Mittelohraffektionen. Erkrankungen des Innenohres rufen eine Verkürzung der Knochenleitung hervor; doch ist dieses Symptom nicht gänzlich zuverlässig. Eine Verkürzung der Kopfknochenleitung schließlich bei einer hinsichtlich des praktischen Gebrauchs „normalen" Hörfähigkeit wurde infolge Verwachsungen der Dura mit dem Schädeldach beobachtet, wie sie nach Traumen, aber auch bei Lues cerebri, cerebaler Kinderlähmung, Alkoholismus, Epilepsie, Paralyse vorkommen[3]).

Der Gellésche Versuch[4]).

Der Vollständigkeit halber sei dieser Versuch hier genannt, welcher in der otiatrischen Diagnostik kaum je in Anwendung kommt, aber von Lehrbuch zu Lehrbuch übernommen wird. Er soll über die Bewegungsfähigkeit der Steigbügelplatte Auskunft erteilen: setzt man auf einen Gummiballon, der durch einen Schlauch den Gehörgang luftdicht abschließt, eine tönende Stimmgabel, so tritt bei Kompression des Ballons infolge der Luftverdichtung im Gehörgang normalerweise eine Abschwächung der Schallempfindung ein. Ist die Gehörknöchelchenkette infolge pathologischer Prozesse ohnehin schon starr, so vermag die Luftverdichtung keine Veränderung der Tonwahrnehmung mehr hervorzurufen. — Der Versuch soll, an einem Ohr angestellt, gewisse Fernwirkungen auf das andere Ohr ausüben[5]).

[1]) Wolff, Herman Ivo: Monochord- und Stimmgabeluntersuchungen zur Klärung der Beziehungen zwischen Luft- und Knochenleitung bei Normal- und Schwerhörigen. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 5, S. 131—150. 1912.

[2]) Schwabach, D.: Über den Wert des Rinneschen Versuches für die Diagnostik der Gehörkrankheiten. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 14, S. 61—148. 1885.

[3]) Klinische Arbeiten: Feldstein: L'épreuve de Schwabach. Journ. des praticiens Bd. 37, S. 745—747. 1923. — Kabatschnik, M.: Eine neue Hörprüfungsmethode. Monatsschrift f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 46, S. 1413—1415. 1912. — Sonnenschein, Robert: A study of the Schwabach test in one hundred cases. Transact. of the Americ. acad. of ophth. a. oto-laryngol. Philadelphia 1921, S. 278—294, u. Ann. of otol., rhinol. a. laryngol. 1922.

[4]) Gellé, M.: Les lésions nerveuses dans la surdité. Transact. intern. méd. Congr., 7. session, London Bd. 3, S. 370—372. 1881. — Gellé, M.: Valeur de l'épreuve des pressions centripètes. Ann. des maladies de l'oreille, du larynx etc. Bd. 11, S. 63—70. 1885. — Gellé, M.: Des réflexes auriculaires; d'un centre réflexe oto-spinal, de son siège dans la moelle cervicale. Ann. des maladies de l'oreille, du larynx etc. Bd. 14, S. 429—457. 1889, u. Cpt. rend. 4. Congrès internat. d'otol. de Bruxelles 1888, S. 18.

[5]) Eine klinische Arbeit: Bloch, E.: Die Methode der zentripetalen Pressionen und die Diagnose der Stapesfixation. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 25, S. 113—156. 1894.

Die Aufzeichnung der Hörprüfungsergebnisse.

Es ist verschiedentlich erstrebt worden, für die Art der Aufzeichnung der Hörprüfungsergebnisse ein bestimmtes Schema festzulegen[1]). Das Schema sollte durch seine Einheitlichkeit auch im internationalen Verkehr eine allgemeine Verständlichkeit gewährleisten. Bis jetzt vermochte sich jedoch keiner der aufgestellten Vorschläge im praktischen Gebrauch einzubürgern. Auch die auf dem 8. Internationalen otologischen Kongreß angenommene Formel[2]) teilte dieses Schicksal.

Es muß dahingestellt bleiben, ob für eine solche Formel ein wirkliches Bedürfnis besteht. Ein Hörprüfungsbefund, der ohne übertriebene Abkürzungen und unter Vermeidung alles unnötigen Beiwerkes niedergelegt wird, dürfte auch ohne Festlegung eines starren Schemas jedem verständlich sein, der überhaupt mit den einzelnen Prüfungen vertraut ist.

Der Nachweis ein- und doppelseitiger Taubheit[3]).

Von den Methoden zum Nachweis einseitiger und doppelseitiger Taubheit seien nur einige wenige ausgewählt. Ist es oft schon bei einem Patienten, der mit bestem Willen durch seine Angaben die Untersuchung des Arztes unterstützt, schwer, die Taubheit eines Ohres nachzuweisen, so erfordert erst recht die Entlarvung von Simulanten ein sorgfältig durchdachtes System. Die meisten Proben zielen es darauf ab, den Patienten zu überrumpeln und ihm Angaben nahezulegen, die er für die Vortäuschung seines Leidens für wichtig hält, ihn aber in Wirklichkeit in Widerspruch zu den physiologischen Gesetzen setzen.

Der Nachweis einer einseitigen Taubheit ist deshalb so schwierig, weil es nahezu unmöglich ist, das noch hörende Ohr gänzlich auszuschalten, ohne das andere gleichzeitig mit zu beeinflussen. Immerhin leistet die Lärmtrommel von Bárány[4]), welche von Neumann noch modifiziert wurde, für die Praxis außerordentlich wertvolle Dienste. Voss leitet in den Gehörgang des Ohres, welches ausgeschaltet werden soll, Preßluft ein[5]); das durch die Einblasung erzielte Geräusch und die Erhöhung des intralabyrinthären Druckes verhindern jede Gehörswahrnehmung. Andere Methoden wurden bereits bei der Erörterung der Hörprüfung mit der Sprache erwähnt.

Unter den Methoden zum Nachweis doppelseitiger Taubheit sind diejenigen von besonderem Interesse, welche den Untersucher unabhängig von den An-

[1]) Bloch, E.: Über einheitliche Bezeichnungen der otologischen Funktionsprüfungsmethoden und ihrer Resultate. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 33, S. 203—223. 1898. — Schwabach u. A. Magnus: Über Hörprüfung und einheitliche Bezeichnung der Hörfähigkeit. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 31, S. 81—117. 1891.

[2]) Jesberg, Simon: Recording of functional hearing tests. Laryngoscope Bd. 33, S. 379—383. 1923. — Möller, Jörgen: Eine einheitliche akumetrische Formel, von dem VIII. internat. otologischen Kongreß zu Budapest 1909 angenommen. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 3, S. 327—332. 1910, u. Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 8, S. 76—81. 1910.

[3]) Klinische Arbeiten: Quix, F. H.: Die Feststellung einseitiger Taubheit. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 5, S. 7—14. 1912. — Seiffert, A.: Der Nachweis einseitiger Taubheit und ihrer Simulation. (Sammelreferat.) Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. u. Rhino-Laryngol. Bd. 11, S. 399—404. 1913.

[4]) Bárány: Lärmapparat zum Nachweis der einseitigen Taubheit. Verhandl. d. dtsch. otol. Ges. auf der 17. Versamml. in Heidelberg, S. 84—85. Jena 1908. — Kompanejetz, S. Über den Einfluß des Bárányschen Lärmapparates auf das Hörvermögen des paarigen Gehörorganes. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 57, S. 687—704. 1923.

[5]) Voss, O.: Ein neues Verfahren zur Feststellung einseitiger Taubheit. Passow-Schaefers Beitr. Bd. 2, S. 145—152. 1909. — Voss: Diskussionsbemerkung zu Báránys Vortrag: Lärmapparat zum Nachweis der einseitigen Taubheit. Verhandl. d. dtsch. otol. Ges. auf der 17. Versamml. in Heidelberg, S. 85—86. Jena 1908.

gaben des Patienten machen. Sie beruhen auf der Tatsache, daß der menschliche Organismus auf akustische Reize durch Reflexe und „unbewußte Ausdrucksbewegungen" zu reagieren pflegt. So fand Stock den „psychophysischen Pupillenreflex": im Hornhautmikroskop kann man sehen, wie sich bei dem hörenden Menschen die Pupille auf jede Ansprache hin etwas erweitert. Andere Beobachter wollen diesen Vorgang schon mit einer gewöhnlichen Lupe bemerkt haben.

Ähnliche Reaktionen werden in der Haltung des Kopfes, der Gliedmaßen, in Atmung und Herztätigkeit ausgelöst. Nachdem schon von anderen Autoren wertvolle Untersuchungen über sie angestellt worden waren, entwickelte Löwenstein hieraus ein regelrechtes System[1]): Mit Gummischläuchen und Mareyschen Schreibkapseln wird jede Bewegung des Patienten auf einer berußten Trommel registriert; an den aufgezeichneten Kurven läßt sich dann genau ablesen, ob ein akustischer Reiz von der Versuchsperson wahrgenommen worden ist oder nicht[2]).

---

[1]) Löwenstein, Otto: Über die Anwendbarkeit psychophysischer Methoden in der Psychiatrie. Dtsch. med. Wochenschr. Jg. 46, S. 348—351. 1920. — Löwenstein, Otto: Über eine Methode zur Feststellung der wahren Hörfähigkeit und die Unterscheidung der organischen von der psychogenen Schwerhörigkeit und Taubheit. (Vortrag.) Münch. med. Wochenschr. 1920, Nr. 49. — Brunzlow, Ottokar und Otto Löwenstein: Über eine Methode zur Bestimmung der wahren Hörfähigkeit und die Unterscheidung der organischen von der psychogenen Schwerhörigkeit und Taubheit. Zeitschr. f. Ohrenheilk. u. f. d. Krankh. d. Luftwege Bd. 81, S. 145—167. 1921. — Löwenstein, O.: Schwierigere Fragen aus dem Gebiete der experimentellen Hörfähigkeitsbestimmung bei psychogener Schwerhörigkeit und Taubheit. Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. Bd. 68, S. 363—378. 1923. — Löwenstein, Otto: Experimentelle Hysterielehre. Zugleich ein Versuch zur experimentellen Grundlegung der Begutachtung psychogener Unfallfolgen. Bonn 1923.

[2]) Weitere Literatur: Brunzlow, Ottokar: Die experimentelle Erforschung der Hysterie in ihrer Bedeutung für die ohren- und nervenärztliche Begutachtungspraxis. Ärztl. Sachverst.-Zeit. Bd. 30, S. 131—135 u. S. 141—146. 1924. — Kaldewey, Walter: Über die experimentelle Analyse psychogener Auffassungsstörungen nach Löwenstein. Monatsschr. f. Psychiatrie u. Neurol. Bd. 56. S. 125—136. 1924.

Ton, Klang und sekundäre Klangerscheinungen.

Von

E. Waetzmann

Breslau.

Mit 15 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Auerbach, F.: Akustik, in Winkelmanns Handbuch der Physik Bd. II. Leipzig 1909. — Budde, E.: Mathematisches zur Phonetik (Klanganalyse), in Abderhaldens Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden Abt. V, Teil 7, Heft 2. Berlin und Wien 1921. — Helmholtz, H.: Die Lehre von den Tonempfindungen. 6. Ausgabe. Braunschweig 1913. — Kaläne, A.: Grundzüge der mathematisch-physikalischen Akustik. Leipzig und Berlin 1910 und 1913. — König, R.: Quelques expériences d'acoustique. Paris 1882. — Lord Rayleigh: Theory of Sound. London 1894 und 1896. — Runge, C.: Graphische Methoden. Leipzig und Berlin 1915. — Sanden, H. v.: Praktische Analysis. Leipzig und Berlin 1914. — Schaefer, Karl, L.: Der Gehörssinn, in Nagels Handbuch der Physiologie des Menschen Bd. III. Braunschweig 1905. — Waetzmann, E.: Die Resonanztheorie des Hörens, als Beitrag zur Lehre von den Tonempfindungen. Braunschweig 1912.

I. Ton und Klang.

1. Vorbemerkung.

Der Abschnitt „Ton und Klang" des vorliegenden Artikels soll keinen vollständigen Überblick über dieses Gebiet geben, weil bereits zahlreiche zusammenfassende Darstellungen vorhanden sind und weil außerdem mehrere moderne Teilprobleme unseres Gegenstandes in anderen Artikeln dieses Handbuches bearbeitet sind. Es sei besonders auf die Artikel von Mangold (Äußeres Ohr und Mittelohr und ihre Funktionen), Hegener (Pathologische Physiologie des schalleitenden Apparates), Gildemeister (Hörgrenzen und Schwellenwerte), v. Hornbostel (Psychologie der Gehörswahrnehmungen) und Waetzmann (Hörtheorien) verwiesen. Es sind also nur noch einige Ergänzungen notwendig. Der Schwerpunkt des vorliegenden Artikels liegt somit in dem II. Abschnitt „Sekundäre Klangerscheinungen".

2. Die Zuleitung des Schalles zum Innenohr.

Wir können uns darauf beschränken, auf die ausgezeichnete Arbeit von Otto Frank[1]) hinzuweisen, in welcher das Problem zum erstenmal in physikalisch befriedigender Weise angefaßt und weitgehend gefördert wird. Frank konstruiert einige Modelle, vom einfacheren zum komplizierteren fortschreitend, die dem wirklichen Aufbau des Ohres möglichst nahekommen, *und unterzieht*

[1]) Frank, Otto: Die Leitung des Schalles im Ohr. Bayer. Akad.-Ber., mathem.-phys. Kl., 1923, S. 11—77.

zunächst diese Modelle einer gründlichen mathematischen Untersuchung. Durch den schalleitenden Apparat des Ohres werden die Druckschwankungen der Schallwellen, die auf das Ohr treffen, in Bewegungen der Lymphe des Labyrinths umgesetzt. Der Übertragungsmechanismus wird zunächst durch eine Kolbeneinrichtung nachgeahmt, wie sie Abb. 121a im Durchschnitt zeigt. Der das Trommelfell darstellende Kolben ist mit der „Steigbügelplatte", welche das ovale Fenster abschließt, starr verbunden. In dem Modell nach Abb. 121b ist in die „Trommelfellmembran" (wie bei einigen Tieren, z. B. dem Frosch) ein scheibenartiges Gebilde und in dem Modell nach Abb. 121c ein stabartiges Gebilde, der Hammer (wie beim Menschen), eingefügt. Hier sind auch die Koppelungen zwischen Trommelfell und Steigbügelplatte entsprechend loser als in Abb. 121a. Der Betrachtung des Trommelfells mit angehängten Gehörknöchelchen wird ein Schema nach Abb. 122 zugrunde gelegt, das besonders einfach und übersichtlich ist. Die in das Trommelfell eingefügte Scheibe (schwarz gezeichnet) stellt den Hammer dar,

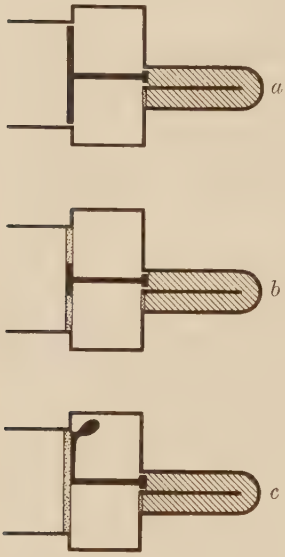


Abb. 121. Modelle des Schalleitungsapparates.

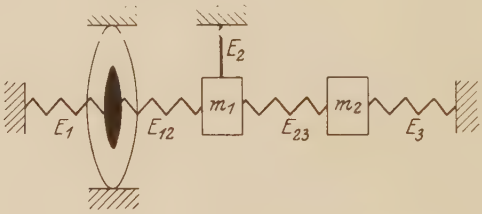


Abb. 122. Schema des Schalleitungsapparates.

m_1 und m_2 den Amboß und den Steigbügel. Für den Hammer ist E_1 das Achsenband, ebenso hat der Amboß eine elastische Aufhängung E_2. Die elastische Wirkung der Membran des ovalen Fensters ist durch E_3 angedeutet. E_{12} und E_{23} sind die elastischen Verbindungen zwischen Hammer und Amboß bzw. Amboß und Steigbügel. Die Wände der Paukenhöhle sind durch Strichelung angedeutet. Wer sich mit ähnlichen Problemen nicht beschäftigt hat, dem könnte die Aufstellung dieses Schemas fast als eine Selbstverständlichkeit erscheinen, und doch zeigt sie dem Kundigen sofort, daß hier das ganze Problem in besonders glücklicher und exakter Weise und mit sicherem Blick für das Wesentliche in Angriff genommen worden ist. Es sei erwähnt, daß die saubere Trennung von Massen und Elastizitäten bei schwingenden Systemen[1]) in neuerer Zeit auch in der technischen Akustik zu erfreulichen Fortschritten geführt hat.

Die theoretischen Untersuchungen Franks, die nicht nur die dynamischen, sondern auch die statischen Verhältnisse ins Auge fassen, ermöglichten die Herausarbeitung klarer Begriffe und geben zum erstenmal exakte Resultate. Die Experimente wurden gemeinsam mit Ph. Broemser ausgeführt.

Bei der Besprechung der Ergebnisse der Theorie für die Physiologie der Schalleitung wird zunächst die Frage gestellt, warum das Trommelfell mit den Gehörknöchelchen überhaupt dem Labyrinth vorgelagert ist. Unter Einschiebung der Zwischenfrage, was geschieht, wenn das Trommelfell mit den Gehörknöchel-

[1]) Vgl. z. B. W. Hahnemann u. H. Hecht: Akustik, in Gehlhoffs Lehrb. d. techn. Physik Bd. 1.

chen fortgenommen wird, kommt Frank zu dem Resultat, daß diese Vorrichtung in erster Linie der geordneten Zuleitung der Schalleinwirkung zum ovalen Fenster dient und daß sie namentlich für tiefere Töne unbedingt notwendig ist. Fehlt sie, so wirken tiefere Töne gleichmäßig auf die Membranen des ovalen und des runden Fensters, und damit würde eine Bewegung der Labyrinthflüssigkeit unmöglich gemacht. Für höhere Töne wird diese Gefahr geringer, weil das runde Fenster ganz versteckt hinter einem Wulst, dem Promontorium, in einer trichterähnlichen Höhle liegt, also im Schallschatten. Je kleiner die Wellenlänge ist, um so besser ist die Abschattung. Es werden dann weiter die Fragen der Hebelwirkung (Kritik der Helmholtzschen Angaben), der Koppelung (Anzeichen für die Wirksamkeit des Hammer-Amboßgelenkes als Sperrvorrichtung im Helmholtzschen Sinne wurden nicht beobachtet), der besonderen Bedeutung des Amboß und die Eigenschwingungszahlen behandelt. Als Eigenschwingungszahlen des Gesamtsystems wurden an drei Leichenohren gefunden: 1110, 1090 und 1340, im Mittel also etwa 1200 Schwingungen pro Sekunde. Die Eigenschwingungszahl der Luftmasse des Gehörganges wird nicht besonders diskutiert. Ferner gelang es, eine wichtige Konstante, das Verhältnis des einwirkenden Druckes zu der Volumenausbauchung der Membran, auch am lebenden Menschen zu bestimmen. Wesentliche Abweichungen gegenüber dem Leichenohr zeigten sich nicht. Damit ist bewiesen, daß die Versuchsergebnisse am Leichenohr zuverlässige Schlüsse auf das Verhalten des lebenden Ohres gestatten. Die Festlegung der Eigenschwingungszahlen gestattet nun auch eine Prüfung, inwieweit die Schallübertragung durch den Leitungsapparat im Ohre naturgetreu erfolgt.

Wer sich in Zukunft mit dem Problem der Schalleitung im Ohre beschäftigt, wird in erster Linie die Frankschе Arbeit studieren müssen.

3. Schwellenwerte.

a) Reizschwellen. Neben den Reizschwellen bezüglich der Intensität (die von Gildemeister behandelt werden) existieren noch Reizschwellen bezüglich der Dauer. Damit bei vorgegebener Schwingungszahl pro Sekunde eine Tonempfindung zustande kommt, muß die zugrunde liegende Schwingung nicht nur eine gewisse Stärke besitzen (Schwellenwert bezüglich der Reizstärke) und bezüglich der Dauer einer Schwingung innerhalb eines gewissen Bereiches liegen (obere und untere Hörgrenze), sondern sie muß auch eine gewisse endliche Zeit hindurch einwirken (Schwellenwert bezüglich der Reizdauer). Jede Tonempfindung wird in den ersten Augenblicken ihres Bestehens lauter und auch klarer in bezug auf die Höhe. Namentlich das zeitliche Ansteigen der Intensitätsempfindung pflegt man als Anklingen zu bezeichnen (über An- und Abklingen vgl. den Artikel „Hörtheorien“).

Was die Erkennbarkeit der Ton*höhe* anlangt, so haben Abraham und Brühl[1]) an einer Lochsirene gefunden, daß in einem weiten Bereich von etwa der Kontraoktave bis zur Mitte der viergestrichenen Oktave *zwei Schwingungen* hierfür *genügen*, und daß für größere Höhen die Zahl der erforderlichen Schwingungen allmählich ansteigt. In der Mitte der fünfgestrichenen Oktave waren etwa 5, gegen Ende dieser Oktave etwa 10 Schwingungen erforderlich. Das absolute Zeitminimum für eine Tonempfindung fand sich bei dem Ton 3000 zu etwa 0,63 σ. Nebenbei bemerkt heben Abraham und Brühl auch hervor, daß die *Intensität* der Töne um so geringer war, je weniger Schwingungen erzeugt wurden, je kürzere Zeit also der Reiz dauerte.

[1]) Abraham, O. u. L. Brühl: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 18, S. 177—217. 1898.

Lübcke[1]) experimentierte mit einem Telephon als Tonquelle und fand, daß zur Hervorrufung eines „guten Toneindruckes" bei einem 500-Perioden-Strom etwa 5, bei einem 1000-Perioden-Strom etwa 9 und bei einem 2000-Perioden-Strom etwa 15 Perioden notwendig sind. Dabei ist wichtig, daß bei einem gewöhnlichen Telephon nach Hartmann-Kempf[2]) die Membran fast augenblicklich (0,0005 Sek.) reagiert. Ebenfalls mit einem Telephon, das mit Hilfe eines Helmholtzschen Pendels in meßbarer Weise beliebig kurze Zeiten hindurch eingeschaltet werden kann, hat Leimbach[3]) einige nur qualitative Beobachtungen angestellt. Bei 30 Schwingungen war der Ton gut hörbar, bei weniger Schwingungen störten die Geräusche und, sobald die Knallempfindung einsetzte, konnten weder Leimbach noch einige (ungeübte) Mitbeobachter die Tonhöhe bestimmen, während Abraham auch am Knall die Tonhöhe bestimmen kann. Allenfalls konnten sie eine tonale Färbung des Knalles feststellen.

Schon Abraham und Brühl hatten darauf hingewiesen, daß jeder kurze Ton von einem bestimmten Dauerminimum an von einem tiefen, knallartigen Nebengeräusch begleitet sei und daß man beim Anblasen eines einzigen Sirenenloches einen Knall von unbestimmter Tonhöhe höre. Abraham[4]) hat später diese Phänomene weiter verfolgt. Er unterscheidet den „Tonknall", der beim Anblasen mehrerer Löcher entsteht, und den „Einlochknall", der beim Anblasen eines einzigen Loches entsteht. Für die Höhe des Tonknalles war nicht die Höhe des Frequenztones maßgebend, sondern die absolute Dauer des Anblasens. Die Dauerschwelle für den Knall war ca. $^1/_{150}$ Sek. Wird also ein Ton nur während eines Zeitraumes von $^1/_{150}$ Sek. (oder weniger) angegeben, so soll ein Knall entstehen. Das gleiche gilt, wenn statt des Tones ein Geräusch dargeboten wird. Über die Tonhöhe dieses Knalles werden im einzelnen verschiedene Angaben gemacht, die unter sich und namentlich im Vergleich mit den Angaben über die Tonhöhe beim Einlochknall noch manche Unsicherheit und Unklarheit enthalten. Beim Einlochknall wird festgestellt, daß er um so höher ist, je kürzer die Anblasedauer ist. Werden z. B. zwei Einlochknalle verglichen, bei denen die Abstände der Löcher vom Drehpunkt der Scheibe verschieden sind, so ist bei gleicher Umdrehungsgeschwindigkeit und Größe der Löcher der Knall der höhere, der dem weiter abliegenden Loche zukommt, und zwar verhalten sich die Schwingungszahlen der gehörten Töne angenähert wie die Abstände der Löcher.

Die Beobachtungen Abrahams sind für unser Problem insofern von größter Wichtigkeit, als sofort *die Frage entsteht, ob zur Erkennung einer Tonhöhe etwa schon eine halbe Schwingung* (entsprechend einem angeblasenen Loch) *ausreicht.* Jedoch sind m. E. die Beobachtungen noch mit so viel Unsicherheiten und direkten Widersprüchen behaftet und die physikalischen Vorgänge noch so wenig geklärt, daß es mir nicht erlaubt scheint, derartige Schlüsse zu ziehen. Weitere Untersuchungen sind dringend erwünscht, zumal es vom Standpunkte der Resonanztheorie des Hörens aus schwerverständlich wäre, wenn schon eine halbe Schwingung eine Tonempfindung gäbe. Freilich ist es auch noch nicht sichergestellt und wird schwer zu entscheiden sein, ob dem Anblasen eines Loches der Sirenenscheibe wirklich nur eine halbe Luftschwingung entspricht, oder ob Nachschwingungen stattfinden. Auch im Gehörorgan selbst könnten bei der in Frage stehenden Erregung Nachschwingungen auftreten. Außerdem sei betont, daß es noch nicht notwendig ein Widerspruch gegen die Resonanztheorie ist, wenn schon

[1]) Lübcke, E.: Zeitschr. f. techn. Physik Bd. 2, S. 52—53. 1921.
[2]) Hartmann-Kempf: Ann. d. Physik Bd. 8, S. 481. 1902.
[3]) Leimbach, G.: Ann. d. Physik Bd. 39, S. 251—254. 1912.
[4]) Abraham, O.: Zur Akustik des Knalles. Ann. d. Physik Bd. 60, S. 55—76. 1919.

bei etwa einer Schwingung ein tonaler Charakter des Schalles zu erkennen ist und ein besonders hervorragendes Ohr, wie das ABRAHAMS, auch schon die Tonhöhe erkennen könnte. Es wäre z. B. denkbar, daß bei einmaligen Impulsen gewisse tonale Unterschiede aus dem Grunde entstehen, weil je nach dem zeitlichen Verlauf des Impulses das Labyrinthwasser bis zu verschiedenen Tiefen erregt wird. Die Resonanztheorie fordert nur, daß mehrere Schwingungen (ihre Zahl richtet sich nach dem Dämpfungsgrad) ausgeführt werden, bevor der Ton seine *volle* Intensität und auch *volle* Deutlichkeit bezüglich der Höhe erlangt hat. Schließlich wird ein Punkt kommen, wo weitere hinzutretende Schwingungen nichts mehr verbessern. AUERBACH[1]) gibt hierfür als rohen Mittelwert 15—20 Schwingungen an.

b) Unterschiedsschwellen. Eine umfassende Untersuchung hat in neuerer Zeit V. O. KNUDSEN[2]) angestellt. In dieser Arbeit findet sich auch ein Überblick über ältere Resultate. Bezeichnet E die objektive Intensität eines Tones und dE den eben merklichen Zuwachs, so ist die Unterschiedsschwelle der Intensität durch den Ausdruck $\frac{dE}{E}$ definiert. Entsprechend ist $\frac{dN}{N}$ das Maß für die Unterschiedsschwelle der Tonhöhe, wo N die Schwingungszahl und dN den eben merklichen Unterschied bedeutet. $\frac{dN}{N}$ kann in Analogie zur Optik auch als Auflösungsvermögen bezeichnet werden. Als Tonquelle benutzte KNUDSEN ein Telephon oder Thermophon, das durch den Strom eines Röhrensenders erregt wird. Zur Variation der Tonhöhe N wird die Kapazität des Röhrensenders geändert. $\frac{dE}{E}$ wird mit Hilfe der Stromstärken bestimmt. Zur Erhöhung der Meßgenauigkeit werden mit Hilfe eines automatischen Umschalters die Töne N und $N + dN$ etwa 50 mal pro Minute miteinander abwechselnd dem Ohre dargeboten. Entsprechend wird auch bei der Messung von $\frac{dE}{E}$ ein automatischer Umschalter von E auf $E + dE$ mit der Periode 50 pro Minute angewandt.

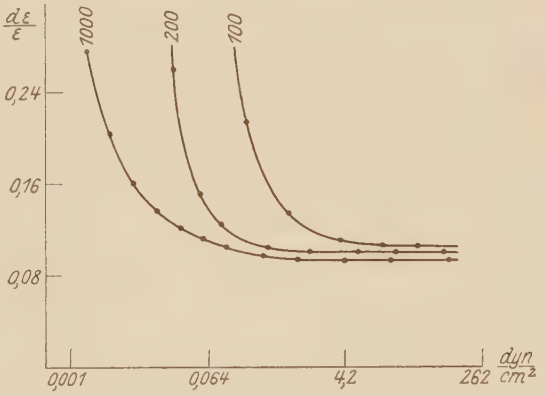


Abb. 123. Unterschiedsschwellen der Intensität.

In Abb. 123 sind die für die Tonhöhen 1000, 200 und 100 gefundenen Werte von $\frac{dE}{E}$ als Funktionen der Druckamplitude (Dyn/cm²) aufgetragen. Die Druckamplituden variieren von 0,001—260 Dyn/cm². Betrachtet man eine Kurve, so sieht man, daß $\frac{dE}{E}$ für Intensitäten in der Nähe des Schwellenwertes groß ist, aber bald auf 0,1 abnimmt, um dann konstant zu bleiben. Dieses Verhalten findet sich bei allen Tonhöhen wieder. Während nach dem WEBER-FECHNERschen Gesetz $\frac{dE}{E}$ gleich konstant ist, stellt es sich hier als Funktion von E dar.

[1]) AUERBACH: Akustik, in Winkelmanns Handb. d. Physik Bd. II, S. 227.

[2]) KNUDSEN, V. O.: Physical review Bd. 21, II, S. 84—102. 1923; kurzes Referat ebenda Bd. 19, II, S. 261. 1922.

Außerdem existiert eine Frequenzabhängigkeit. Ganz ähnliche Kurven hat Nutting[1]) beim Auge beobachtet. Die Knudsenschen Kurven für das Ohr lassen sich ebenso wie die Nuttingschen für das Auge durch die Gleichung $\frac{dE}{E} = F + (1 - F)\left(\frac{E_0}{E}\right)^n$ darstellen, wobei n empirisch zu bestimmen ist, E_0 den Schwellenwert bedeutet und F für das Ohr den konstanten Wert 0,1, dem sich $\frac{dE}{E}$ mit wachsender Lautstärke annähert.

Bei $\frac{dN}{N}$ zeigte sich in den verschiedenen Tonhöhen eine ähnliche Abhängigkeit von der Intensität wie bei $\frac{dE}{E}$. Außerdem ist $\frac{dN}{N}$ von der Höhenlage abhängig. Als Durchschnittswert von 15 verschiedenen Ohren ergab sich $\frac{dN}{N}$ für 50 Schwingungen pro Sekunde zu etwa 0,001, für 600 zu etwa 0,003. Dieser Wert bleibt bis etwa 3200 Schwingungen pro Sekunde erhalten. Nachher nimmt $\frac{dN}{N}$ wieder zu. Diese Angaben beziehen sich auf eine Schwingungsamplitude, die 100mal so groß als die Schwellenamplitude ist. Bei dem Ton 50 kann also ein geübtes Ohr Unterschiede von 0,5 Schwingungen erkennen, bei 100 von 0,7, bei 500 von 1,6, bei 1000 von 3, bei 3000 von 9 Schwingungen. Fletcher[2]) berechnet aus den Knudsenschen Werten von $\frac{dN}{N}$ und $\frac{dE}{E}$ und unter Benutzung der „Hörfläche" von Wegel[3]) die Gesamtzahl der nach Höhe oder Stärke unterscheidbaren Töne zu etwa 300 000.

4. Klanganalyse.

Es handelt sich hier um das rein physikalische Problem, da die Analyse von Klängen durch das Ohr im Artikel „Hörtheorien" besprochen ist. Die Klanganalyse beruht auf den Ohm-Helmholtzschen Vorstellungen über das Wesen von Tönen und Klängen und auf dem Fourierschen Satz.

Die primitivste Methode besteht in der Anwendung von Luftresonatoren, die der Beobachter an das Ohr hält. Diese Methode kann auch objektiviert werden, indem die Luftresonatoren z. B. mit manometrischen Flammen oder besser mit Membranen verbunden werden, deren Schwingungen dann registriert werden. Eine sehr hübsche Methode der objektiven Analyse durch Resonanz haben S. Garten und F. Kleinknecht[4]) ausgearbeitet und speziell auf die Vokalanalyse angewandt. Ein mit dem Gartenschen Schallschreiber verbundener kugelförmiger Luftresonator (Gummiball), der durch einen Vokalklang erregt wird, durchläuft kontinuierlich in der Zeit von weniger als 1 Sekunde einen großen Bereich von Eigenschwingungen, indem er zusammenschrumpft. Sobald der Eigenton des Resonators mit einem Partialton des Vokals zusammenfällt, zeichnet der Schallschreiber den betreffenden Ton auf.

Ein anderes Verfahren zur Klanganalyse, das dem durch Resonanz gewissermaßen entgegengesetzt ist, besteht darin, daß durch Interferenz beliebige Partialtöne des zu analysierenden Klanges der Reihe nach ausgelöscht werden und so geprüft wird, welche Partialtöne überhaupt vorhanden sind. Nachdem der

[1]) Nutting, P. C.: Bur. of stds. Bd. 5, S. 261.
[2]) Fletcher: Journ. of Franklin Inst. Bd. 196, S. 289, Nr. 3. 1923.
[3]) Wegel: Proc. of the nat. acad. of sciences (U. S. A.) Bd. 8, S. 155. 1922.
[4]) Garten, S. u. F. Kleinknecht: Sächs. Akad.-Ber., mathem.-phys. Kl., Bd. 38, Nr. 9. 1921.

Klang auf diese Weise allmählich abgebaut worden ist, kann er zur weiteren Kontrolle durch sukzessives Ausschalten der Interferenzvorrichtungen wieder aufgebaut werden. Diese Interferenzmethode ist in neuerer Zeit besonders von STUMPF[1]) mit großem Erfolg für die Analyse von Vokalen und Konsonanten benutzt worden.

Für *objektive, quantitative* Zwecke wird die Schwingungsform des Klanges auf irgendeine Weise aufgezeichnet und die so gewonnene Kurve auf Grund des FOURIERschen Satzes zerlegt. Für die rechnerische Analyse der Kurven ist eine große Zahl praktischer Verfahren ausgearbeitet worden; außerdem sind sehr bequem arbeitende mechanische Hilfsapparate (harmonische Analysatoren) konstruiert worden. Eine gute Darstellung der analytischen und graphischen Methoden zur Analyse von Schwingungskurven sowie ausführliche Literaturangaben finden sich in der „Technischen Schwingungslehre" von W. HORT[2]).

5. Klangfarbe und Phase.

Je nach der gegenseitigen Phase der einzelnen Partialtöne eines Klanges ergeben sich verschiedene Kurvenformen. Die FOURIERsche Analyse schält aus diesen verschiedenen Formen die gleichen Sinuskomponenten heraus. Gibt aber auch das Ohr trotz verschiedener Formen der Gesamtwelle den gleichen Klangeindruck, wenn nur die sinusförmigen Komponenten nach Schwingungszahl und Intensität, nicht aber nach gegenseitiger Phase die gleichen sind? Oder mit anderen Worten: *Reagiert das Ohr gemäß dem Bilde der Gesamtwelle oder zerlegt es gemäß dem Fourierschen Satz die Gesamtwelle in ihre sinusförmigen Komponenten?* Ist die Klangfarbe von der gegenseitigen Phase der Partialtöne abhängig oder nicht? In dem Artikel „Hörtheorien" ist besprochen, daß *die Klangfarbe unabhängig von der Phase ist und daß dieser Tatsache von allen Hörtheorien bisher nur die Resonanztheorie des Hörens gerecht wird.* Es bleibt nur noch übrig, auf einige experimentelle Untersuchungen über diese Frage hinzuweisen.

HELMHOLTZ[3]), der das Problem aufgeworfen und als erster nachgeprüft hat, operiert hierbei mit Vokalklängen, die er aus Partialtönen zusammensetzt, die von Stimmgabeln vor Luftresonatoren geliefert werden. Werden die Luftresonatoren gegen die Stimmgabeln verstimmt, so ändert sich die Phase und gleichzeitig die Intensität des aus dem Resonator kommenden Tones. Wird dagegen nur der Abstand der Resonatoren von den Stimmgabeln geändert, so ändert sich nur die Intensität, nicht aber die Phase. Durch geeignete Vergleichsbeobachtungen kommt HELMHOLTZ zu dem Resultat, daß die Phase keinen Einfluß auf die Klangfarbe hat. Zu dem gleichen Resultat kam L. HERMANN[4]), der hierbei in erster Linie mit dem Phonographen arbeitete. Ob er die Schwingungsvorgänge räumlich (Ordinatenumkehr) oder zeitlich (Abszissenumkehr) änderte und damit die Phasen völlig durcheinanderwarf, stets erhielt er die gleiche Klangfarbe. Dagegen beobachtete R. KÖNIG[5]) an der Wellensirene Unterschiede in der Klangfarbe, wenn die gegenseitige Phase der Partialtöne geändert wurde. Jedoch sind diese Beobachtungen auf sekundäre Einflüsse zurückzuführen, indem KÖNIGS „Partialtöne" keine Töne, sondern Klänge waren, was teilweise schon von KÖNIG selbst bemerkt und teilweise von STUMPF[6]) und namentlich

[1]) STUMPF, C.: Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss. Bd. 17, S. 333—358. 1918; Bd. 39, S. 636—640. 1921.
[2]) HORT, W.: Technische Schwingungslehre. 2. Aufl. Kap. VI. Berlin 1922.
[3]) HELMHOLTZ: Tonempfindungen. 5. Ausg., S. 202ff.
[4]) HERMANN, L.: Wiedem. Ann. d. Physik Bd. 58, S. 391. 1896.
[5]) KÖNIG, R.: Wiedem. Ann. d. Physik Bd. 14, S. 369. 1881; Bd. 57, S. 555. 1896.
[6]) STUMPF, C.: Wiedem. Ann. d. Physik Bd. 57, S. 677. 1896.

von Lindig[1]) hervorgehoben wurde. Beim Vorhandensein gemeinsamer Obertöne in den den Zusammenklang bildenden Klängen können Klangfarbenänderungen durch Interferenz dieser gemeinsamen Obertöne hervorgerufen werden. Das hat aber nichts mit der Frage zu tun, ob die gegenseitige Phase verschiedener Partialtöne eines Klanges einen Einfluß auf die Klangfarbe hat. Lindig benutzte bei seinen Versuchen eine Telephonsirene besonderer Konstruktion und stellte fest, *daß andere Klangfarbenänderungen als die durch Interferenz gemeinsamer Obertöne zu erklärenden niemals zu beobachten waren.* Zu dem gleichen Ergebnis kamen Lloyd und Agnew[2]) und ebenso Cosens und Hartridge[3]).

II. Sekundäre Klangerscheinungen.

A. Schwebungen.

1. Die physikalischen Merkmale von Schwebungskurven.

a) Gleiche Amplituden der Primärschwingungen. Ein schwingungsfähiger Körper, der einem linearen, symmetrischen Kraftgesetz gehorcht, soll gleichzeitig durch zwei sinusförmig veränderliche Kräfte erregt werden. Die resultierende Elongation kann dann, nachdem der Eigenton abgeklungen ist, in der Form

$$y = A \sin 2\pi p t + A \sin 2\pi q t \qquad (1)$$

geschrieben werden, wenn der Einfachheit halber noch angenommen wird, daß die anfängliche Phasendifferenz Null ist und daß jede Kraft für sich die gleiche Amplitude A hervorrufen würde. Der Ausdruck (1) läßt sich auch in der Form

$$y = 2A \cos 2\pi \frac{p-q}{2} t \cdot \sin 2\pi \frac{p+q}{2} t \qquad (2)$$

schreiben. Ist $p - q$ klein gegen q, so pflegt man die rechte Seite von (2) physikalisch zu deuten als Ton von der Schwingungszahl $\frac{p+q}{2}$ mit der variablen Amplitude $2A \cos 2\pi \frac{p-q}{2} t$. Diese Variation der Amplitude ergibt pro Sekunde einen $p - q$ maligen Wechsel der Intensität, da

$$\cos^2 2\pi \frac{p-q}{2} t = \frac{1}{2}[1 + \cos 2\pi (p-q) t]$$

ist. *Es wird also aus (2) auf zweierlei geschlossen, erstens auf das Vorhandensein eines bestimmten Tones, nämlich des Tones* $\frac{p+q}{2}$, *und zweitens auf das Auftreten von $p - q$ Schwebungen pro Sekunde.*

Bevor wir aber auf die Frage eingehen, wie sich das Ohr gegenüber einer schwebenden Schwingung verhält, wollen wir das Aussehen der Schwebungskurven, ganz unabhängig vom Ohre, diskutieren. Die Periodenzahl pro Sekunde r der aus den beiden Primärschwingungen Resultierenden ist gleich dem größten gemeinsamen Teiler von p und q. Es genügt also, zur Diskussion der Resultierenden ein Stück der Kurve zu betrachten, das einem Zeitintervall von der Größe $\frac{1}{r}$ entspricht. Im folgenden seien p und q die relativen Schwingungszahlen, so daß r stets = 1 ist. Die Schwebungszahl stimmt mit

[1]) Lindig, F.: Ann. d. Physik Bd. 10, S. 242. 1903.
[2]) Lloyd, M. G. u. P. G. Agnew: Bull. of bur. stand. Bd. 6, S. 255. 1906.
[3]) Cosens, C. R. G. u. H. Hartridge: Nature Bd. 109, S. 11. 1922.

der Periodenzahl also nur dann überein, wenn $p - q = 1$ ist. Sind p und q inkommensurabel, so ist überhaupt keine endliche Periode vorhanden. Hat man es mit einem verstimmten Intervall, z. B. der verstimmten großen Terz 501 : 400 zu tun, so genügt es vielfach trotzdem, ein Kurvenstück zu betrachten, das sich nur über $\frac{1}{100}$ Sek., also die Periode des unverstimmten Intervalles, hin erstreckt. Das bekannte typische Bild von Schwebungskurven erhält man nur, wenn p und q nicht zu weit auseinanderliegen, etwa bis zum Intervall einer Quinte hin, und wenn ihre Amplituden nicht allzu verschieden sind. Wir operieren vorläufig mit gleichen Amplituden und können uns ferner auf die Fälle beschränken, daß p und q ganzzahlig sind.

Da es im allgemeinen sehr umständlich ist, eine Schwebungskurve aus den beiden Primärschwingungen genau zu konstruieren, soll zunächst eine einfache Zeichenmethode angegeben werden, mit deren Hilfe das qualitative Aussehen einer Schwebungskurve, soweit es für die Diskussion überhaupt wichtig ist, leicht festgestellt werden kann. Diese vom Verf.[1]) angegebene Methode besteht in folgendem: Man zeichne — nach Gleichung (2) — zunächst eine Kurve $2A \sin 2\pi \frac{p+q}{2} t$, jedoch mit der Änderung, daß sie an den Stellen, an denen $\cos 2\pi \frac{p-q}{2} t$ gleich Null wird, einen Phasensprung von der Größe π ausführt, weil hier der Wert von y durch Null hindurchgeht, also sein Vorzeichen wechselt. Sodann läßt man die Amplitude der gezeichneten Kurve nach diesen Stellen hin allmählich abnehmen, weil hier ja die Amplitude der Resultierenden auf den Wert Null herabsinkt.

Die Beispiele in den nach diesem Rezept gezeichneten Abb. 124—126 stellen typische Fälle von Schwebungskurven dar. Sie sind so gewählt, daß sich an ihnen die charakteristischen Merkmale gut demonstrieren lassen und sich prüfen läßt, inwieweit die Form von Gleichung (2) zur Darstellung einer Schwebungskurve geeignet ist. *Ist es wirklich berechtigt*, wie es auf Grund der Darstellung (2) in der Regel geschieht[2]), *die schwebende Schwingung als Ton von der Schwingungszahl* $\frac{p+q}{2}$ *mit* $p - q$ *Phasensprüngen pro Sekunde aufzufassen?* Es ist also besonders auf die „Schwingungszahl" zu achten. Wenn man von der Schwingungsanzahl oder Schwingungsdauer in einer komplizierten (nicht sinusförmigen) Kurve spricht, so muß zunächst festgesetzt werden, was man darunter verstehen will. Solange die Schwingung derart beschaffen ist, daß zwischen zwei Umkehrpunkten stets die Ruhelage durchschritten wird, dürfte es physikalisch das Nächstliegende sein, als Dauer einer Schwingung die Zeitdauer von einem Durchgangspunkt durch die Ruhelage bis zum übernächsten Durchgang zu rechnen. Bei gegebener Schwingungszahl pro Sekunde kann dann noch die Dauer der einzelnen Schwingungen innerhalb dieser Sekunde eine verschiedene sein, und ferner können innerhalb einer Schwingung die Abstände der äußeren Nullstellen von der mittleren ungleich sein. Bei dem Schwingungsvorgang, der durch (2) dargestellt wird, tritt, je nach den speziellen Verhältnissen, tatsächlich das eine oder andere oder beides ein.

In Abb. 124 ($p = 5$, $q = 4$) ist die Schwingungsdauer im Maximum und bis in die unmittelbare Nähe des Minimums konstant $= \frac{2}{p+q} = \frac{2}{9}$ einer Periode,

[1]) Waetzmann, E.: Über Schwebungen. Physikal. Zeitschr. Bd. 18, S. 560—567. 1917. Wir folgen hier mehrfach, teilweise wörtlich, der Darstellung in dieser Arbeit.

[2]) Vgl. z. B. H. Starke: Verhandl. d. dtsch. physikal. Ges. Bd. 10, S. 285. 1908.

während sie im Minimum selbst in $\frac{1}{p+q} = \frac{1}{9}$ einer Periode umspringt. Das ist auch aus Gleichung (2) selbst leicht zu sehen, denn (2) zeigt, daß Nullstellen auftreten für die Zeitmomente $t' = \frac{k}{p+q}$, wo $k = 0,1,2 \ldots p+q-1$ ist, und für die Zeitmomente $t'' = \frac{2k+1}{2(p-q)}$, wo $k = 0, 1, 2 \ldots p-q-1$ ist. Ist, wie in unserem Beispiel, $p - q = 1$, so ist der Abstand der Nullstelle im

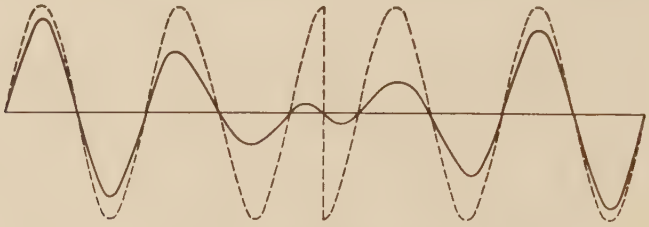


Abb. 124. Schwebungskurve 5 : 4.

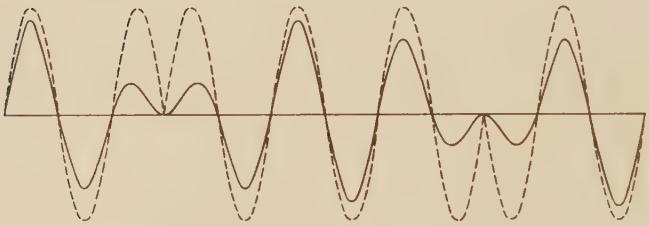


Abb. 125. Schwebungskurve 7 : 5.

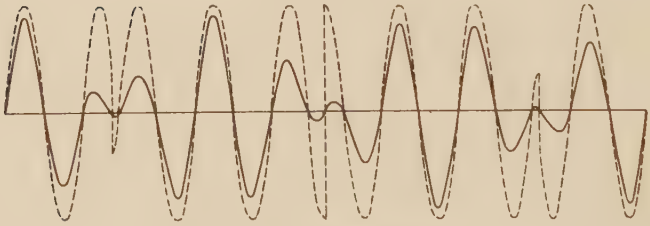


Abb. 126. Schwebungskurve 10 : 7.

Minimum, $t'' = \frac{1}{2}$, von den rechts und links benachbarten Nullstellen halb so groß wie die übrigen Abstände je zweier benachbarter Nullstellen. Die „Schwingungszahl" der Resultierenden springt also im Minimum in die höhere Oktave um, und es hat im Falle $p - q = 1$ keinen physikalischen Sinn, von einem Phasensprung in der Resultierenden zu sprechen. Abb. 125 ($p = 7$, $q = 5$) zeigt, daß es in diesem Falle auch noch physikalischen Sinn hat, die Resultierende als Kurve von konstanter Schwingungszahl, aber mit Phasensprüngen behaftet, anzusehen. In Abb. 126 ($p = 10$, $q = 7$) finden die Phasensprünge in der Kurve $2A \sin 2\pi \frac{p+q}{2} t$ nicht durchweg an Stellen maximaler Elongation (Abb. 124) oder von Durchgängen durch die Nullage (Abb. 125) statt. Die Resultierende

zeigt Frequenzverdoppelung an der Stelle $t = \frac{1}{2}$, und an den Stellen $t = \frac{1}{6}$ und $t = \frac{5}{6}$ Frequenzänderung gegenüber $\frac{p+q}{2}$ mit ungleichen Hälften einer Schwingung.

Die Beispiele lehren also: Es muß die Resultierende selbst betrachtet werden und nicht immer nur die spezielle Art, wie man sie durch (2) darstellen kann. Man sieht, daß es physikalisch keinen Sinn hat, durchweg eine konstante Schwingungszahl ($\frac{p+q}{2}$ mal der Periodenzahl) und Phasensprünge anzunehmen. Vielmehr ist die ungezwungene physikalische Vorstellung, die ein richtiges Bild der Resultierenden gibt, die folgende: *Minima treten auf an den Stellen* $\cos 2\pi \frac{p-q}{2} t = 0$, *also* $p - q$ *pro Periode. Die hinzutretenden Bedingungen sind: a) für ausgesprochenen Phasensprung*: $\sin 2\pi \frac{p+q}{2} t = 0$ *an der Stelle* t''. *b) für Frequenzverdoppelung*: $\sin 2\pi \frac{p+q}{2} t = \pm 1$ *an der Stelle* t'' *und c) für andere Frequenzänderung komplizierter Art*: $\sin 2\pi \frac{p+q}{2} t$ *zwischen* 0 *und* ± 1 *an der Stelle* t''. Daß die Darstellung (2) gerade im Minimum versagt liegt daran, daß hier die Intensität Null wird, also in der Schwingungskurve $2A \sin 2\pi \frac{p+q}{2} t$ ein tiefer Einschnitt stattfindet. Die Darstellung der Resultierenden durch (2) hat natürlich auch ihre Vorzüge, namentlich zeigt sie sehr durchsichtig das Schwanken der Intensität. Auf der anderen Seite ist (2) aber nur eine mögliche, und namentlich vom Standpunkte der Resonanztheorie aus völlig willkürliche, formale Darstellung, die ebenso gut durch eine andere, z. B. (1), ersetzt werden kann. Wenn das Hauptinteresse nicht den Intensitätsschwankungen zugewandt ist, sondern gefragt wird, welche Schwingungen da sind, so ist die Form (1) der Form (2) vorzuziehen, und wenn gefragt wird, was für Töne man hört, *so reicht weder die Darstellung* (1) *noch* (2) *zur Beantwortung der Frage aus.* Wir kommen hierauf im nächsten Abschnitt zu sprechen.

Es sei hier noch erwähnt, daß sich auch umgekehrt praktische Regeln angeben lassen, um aus der aus zwei Primärschwingungen zusammengesetzten Kurve rückwärts die Primärschwingungen ohne genaue Fourier'sche Analyse aufzufinden. C. Stumpf[1]) hat an Hand eines von Karl L. und Margarete Schaefer gezeichneten umfangreichen Kurvenmaterials solche Regeln aufgestellt, und zwar in der Hauptsache für den Fall gleicher Amplituden der Primärschwingungen. Vom Verf.[2]) ist dann eine exakte analytische Begründung gegeben worden, wobei neben dem Falle gleicher Amplituden auch der Fall gleicher lebendiger Kräfte der Primärschwingungen behandelt wird.

b) Ungleiche Amplituden der Primärschwingungen. Den Ausdruck

$$y = A \sin 2\pi p t + B \sin 2\pi q t \tag{3}$$

kann man in der Form

$$y = C \sin [2\pi (p t - \varepsilon)] \tag{4}$$

schreiben, wobei

$$A + B \cos 2\pi (p - q) t = C \cos 2\pi \varepsilon$$

$$B \sin 2\pi (p - q) t = C \sin 2\pi \varepsilon$$

also

$$C = \sqrt{A^2 + B^2 + 2AB \cos 2\pi (p - q) t}$$

---

[1]) Stumpf, C.: Über zusammengesetzte Wellenformen. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 39, S. 241—268. 1905.

[2]) Waetzmann, E.: Über den Zusammenklang zweier einfachen Töne. Physikal. Zeitschr. Bd. 12, S. 231—238. 1911.

und $$\varepsilon = \frac{1}{2\pi} \operatorname{arc\ tg} \frac{B \sin 2\pi (p-q)t}{A + B \cos 2\pi (p-q)t}$$

ist. C und e sind langsam veränderliche Funktionen der Zeit. Entsprechend wird (4) von Helmholtz[1]), Taylor[2]) u. a. als ein in der Höhe allmählich sich ändernder „Ton" mit veränderlicher Amplitude gedeutet, wobei die Tonhöhe in jedem Moment durch den Ausdruck

$$p - \frac{d\varepsilon}{dt} = \frac{pA^2 + qB^2 + (p+q)AB \cos 2\pi (p-q)t}{A^2 + B^2 + 2AB \cos 2\pi (p-q)t} \tag{5}$$

gegeben ist. Während des Maximums der Schwebungen ($\cos 2\pi [p-q]t = +1$) ist dann die Schwingungszahl

$$\frac{pA + qB}{A + B} = q + \frac{(p-q)A}{A+B} \tag{5'}$$

und während des Minimums ($\cos 2\pi [p-q]t = -1$)

$$\frac{pA - qB}{A - B} = q + \frac{(p-q)A}{A-B}. \tag{5''}$$

Zunächst ist zu bemerken, daß die Darstellung (4) und der Ausdruck (5) für die „Schwingungszahl" der Resultierenden versagt, und zwar wieder im Minimum versagt, wenn A und B gleich oder auch nur nahezu gleich sind, also die Intensität Null oder annähernd Null wird.

Taylor und Helmholtz nehmen an, daß für den Fall gleicher Amplituden der Primärschwingungen ein Schwanken der „Tonhöhe" überhaupt nicht stattfinde, sondern daß hier die Schwingungszahl konstant gleich $\frac{p+q}{2}$ sei, was, wie wir unter a) gesehen haben, unrichtig ist. E. Budde[3]) urteilt sogar, nachdem er (4) noch auf eine etwas andere Form gebracht hat, „die Gleichung stellt wieder eine Schwingung von der Periode $\frac{2}{p+q}$ dar", was nach dem oben Gezeigten natürlich nicht aufrechtzuerhalten ist und auch eigenen Ausführungen Buddes an anderer Stelle[4]) widerspricht.

So viel ist aus der Darstellung (4) und den aus (4) folgenden Ausdrücken aber jedenfalls zu sehen, daß bei stark verschiedenen Amplituden der Primärschwingungen die „Schwingungszahl" der Resultierenden sich dauernd ändert. Als Beispiel wählen wir wie in Abb. 124 das Intervall $p : q = 5 : 4$, aber mit dem Amplitudenverhältnis $A : B = 3 : 2$. Hier (Abb. 127) ist die Schwingungszahl im Minimum zwar $> p$ aber $< p + q$ und im Maximum $< p$ aber $> \frac{p+q}{2}$; die angegebenen Zahlen immer multipliziert mit der Periodenzahl. Je größer das Verhältnis $A : B$ wird, um so näher rückt die Schwingungszahl der Resultierenden sowohl im Minimum als auch im Maximum an p heran. Wird umgekehrt $A < B$, so ist die Schwingungszahl im Minimum $< q$, während sie im Maximum zwar $> q$ aber $< \frac{p+q}{2}$ ist. *Im Maximum liegt die „Schwingungszahl" also zwischen p und q, und zwar näher an der stärkeren Komponente, im Minimum*

[1]) Helmholtz: Lehre von den Tonempfindungen. Beilage XIV.
[2]) Taylor, S.: Philosoph. mag. Bd. 44, S. 56. 1872.
[3]) Budde, E.: Mathematische Theorie der Gehörsempfindung, in Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmethoden, Abt. V, Teil 7, S. 26. Im folgenden zitiert als E. Budde: Gehörsempfindung.
[4]) Budde, E.: Gehörsempfindung, S. 174 ff.

außerhalb von $p - q$, und zwar auf der Seite der stärkeren Komponente. Es kann nicht scharf genug betont werden, daß sich das Gesagte nur auf die rein physikalische Schwingungsform eines einzigen von p und q erregten schwingungsfähigen Körpers bezieht, und daß die Frage nach der Höhe der gehörten Schwebungstöne damit durchaus noch nicht beantwortet ist.

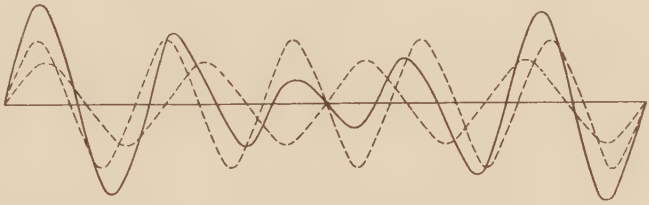


Abb. 127. Schwebungskurve 5 : 4.

Es sei hier noch auf eine sehr interessante Beobachtung von Margarete Eberhardt[1]) hingewiesen, die jedenfalls weiter verfolgt werden muß. Eberhardt glaubt beweisen zu können, daß ein Resonator auf zwei nahe beieinander liegende Töne p und q anders reagiert, als man es nach der Theorie der erzwungenen Schwingungen erwarten würde. Die resultierende Amplitude des Resonators soll sich nicht additiv aus den von jedem einzelnen Tone herrührenden Amplituden zusammensetzen, sondern sie soll einen solchen Betrag haben,

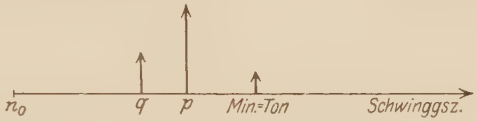


Abb. 128. Erregung eines Resonators durch 2 Primärschwingungen.

als ob der Resonator unmittelbar auf die aus p und q zusammengesetzte Resultierende reagiere. Um ein Beispiel zu geben: Der Eigenton n_0 des Resonators R liege etwas tiefer als p und q. Der Ton p für sich erzeugen an R eine Amplitude A, der Ton q für sich eine Amplitude $B < A$. Die Minimalamplitude von R wird dann beim gleichzeitigen Auftreffen von p und q nicht gleich $A - B$, sondern kleiner, weil die „Schwingungszahl" der Resultierenden im Minimum noch größer als p sei, der Resonator während des Minimums also durch eine Schwingungszahl erregt werde, die von seiner Eigenschwingungszahl weiter abliege als beide Primärtöne. Entsprechendes ergebe sich für die Maximalamplitude.

2. Das Zustandekommen der Schwebungen im Ohre.

a) Einfluß der Dämpfung der Ohrresonatoren. Stellt man sich auf den Standpunkt der Resonanztheorie des Hörens, so wird eine auf das Trommelfell auftreffende Schwebungswelle in dem Resonatorenapparat des Innenohres wieder in ihre beiden Komponenten p und q zerlegt. Würde auf jeden Ton nur ein einziger Ohrresonator mitschwingen, so müßten also die beiden Töne p und q glatt abfließend ohne Schwebungen nebeneinander gehört werden, oder man müßte, falls doch Schwebungen gehört werden, ihr Zustandekommen auf irgendwelche unbekannten Empfindungsvorgänge zurückführen. Infolge der Dämpfung der Ohrresonatoren schwingt aber auf jeden Ton ein mehr oder weniger breiter Bereich des Ohrresonatorensystems mit, und die Tonhöhe wird nach den Helmholtzschen[2]) bzw. Stumpfschen[3]) und O. Fischerschen[4]) An-

[1]) Eberhardt, Margarete: Über Höhenänderungen bei Schwebungen. Psychol. Forsch. Bd. 2, S. 336—345. 1922.
[2]) Helmholtz: Tonempfindungen. 5. Ausg., S. 237ff.
[3]) Stumpf, C.: Tonpsychologie Bd. II, S. 111ff. Leipzig 1890.
[4]) Fischer, O.: Ann. d. Physik Bd. 25, S. 118. 1908.

nahmen durch den Resonator des maximalen Mitschwingens markiert, wobei schwer zu sagen ist, ob das Maximum der Amplitude oder der Energie in Frage kommt. Liegen also p und q nicht zu weit auseinander, so werden die zwischen p und q liegenden Ohrresonatoren von beiden Tönen erregt, und somit wird hier von neuem eine schwebende Schwingung gebildet.

Damit ist nicht einmal gesagt, daß diese schwebende Schwingung der im Außenraum verlaufenden vollkommen entspricht, denn das Verhältnis der Amplituden der Primärtöne kann in der Schnecke ein merklich anderes sein als im Außenraum, wenn p und q nicht zu nahe aneinander liegen. Ja, es wird sogar die schwebende Schwingung von Ohrresonator zu Ohrresonator verschieden sein, da jeder Ohrresonator, je nach seiner Eigenschwingungszahl, von den beiden Primärtönen in etwas anderem Stärkeverhältnis erregt wird. Um hierüber Genaueres aussagen zu können, müßten die Dämpfungsverhältnisse besser bekannt sein, als es der Fall ist. Auch die am Schlusse des vorigen Abschnittes besprochenen Beobachtungen von M. Eberhardt wären hier heranzuziehen. Jedenfalls müssen um so größere Intervalle noch Schwebungen geben, je größer die Dämpfung der Ohrresonatoren ist. Auf der anderen Seite braucht es aber auch nicht die Größe des Intervalls allein zu sein, welche die Schwebungen zum Verschwinden bringt, sondern es kann mit wachsender Zahl die Fähigkeit des Nerven, auf die (physikalisch-physiologisch noch vorhandenen) Schwebungen zu reagieren, verschwinden, und endlich könnte auch rein psychologisch eine Grenze da sein.

b) Zahl der hörbaren Schwebungen. Was zunächst die (vom Standpunkte der Theorie des Hörens aus weniger wichtige) untere Grenze anlangt, so gibt z. B. Rayleigh an, Schwebungen bis zur Dauer von 24 Sekunden pro Schwebung beobachtet zu haben. Bei langsamen Schwebungen vermag das Ohr dem Vorgange genau zu folgen. Bei schnelleren Schwebungen hört man den Schwebungston mehr abgehackt, als durch mehr oder weniger deutliche Pausen unterbrochenen Ton, und bei weiterer Steigerung der Schnelligkeit bleibt nur ein Rollen oder Rasseln und schließlich nur noch eine gewisse „Rauhigkeit" des Zusammenklanges bestehen. Deshalb ist es auch äußerst schwierig, zuverlässige Grenzzahlen für die Hörbarkeit von Schwebungen festzustellen. Stumpf[1]) gibt z. B. als obere Grenze ewta 400 Schwebungen pro Sekunde an. Als Grenzintervalle bezeichnet er in der fünfgestrichenen Oktave etwa die kleine Sekunde, in der viergestrichenen etwa die große Sekunde, in der dreigestrichenen etwa die große Terz und in der großen Okave e'in Intervall größer als die Quinte. Soweit Schwebungen an Intervallen von mehreren Oktaven beobachtet worden sind[2]), dürften sie stets auf die Mitwirkung von Obertönen, seien es Obertöne objektiver oder subjektiver Art, und von Kombinationstönen zurückzuführen sein.

Die *Empfindungsstärke*[3]) der Schwebungen ist im allgemeinen bei etwa gleicher Primärtonstärke am größten, wie es nach der Theorie der erzwungenen Schwingungen zu erwarten ist. Jedoch hört man Schwebungen auch noch bei erstaunlich großen Unterschieden der Primärtonstärke, was damit zusammenhängen dürfte, daß unsere Sinne allgemein gegenüber Reizschwankungen besonders empfindlich sind.

c) Tonhöhe. Was nun die Höhe des oder der schwebenden Töne anlangt, so haben Helmholtz und die meisten Forscher nach ihm angenommen, daß sie durch die „Schwingungszahl" der aus p und q Resultierenden gegeben ist, wobei in der Regel noch Fehler in bezug auf die Feststellung dieser Schwingungszahl gemacht worden sind. Es muß dann im allgemeinen die Höhe des schwebenden Tones vom Maximum zum Minimum hin schwanken, und es finden sich in der Literatur auch mehrfach Angaben, daß solche Höhenschwankungen zu beobachten sind (Guéroult, Helmholtz, S. Taylor). Andere Autoren

[1]) Stumpf, C.: Tonpsychologie Bd. II, S. 461ff. Vgl. auch A. M. Mayer: Philosoph. mag. Bd. 37, S. 259. 1894 u. H. Hartridge: Journ. of psychol. Bd. 13, S. 185. 1921.
[2]) z. B. R. König: Poggend. Ann. Bd. 157, S. 177. 1876.
[3]) Stumpf, C.: Tonpsychologie Bd. II, S. 465ff.

(wie Stumpf, Waetzmann, Eberhardt) haben ein Schwanken der Tonhöhe nicht feststellen können.

M. Eberhardt[1]) macht folgende Angaben: Ist der Abstand $p-q$ der beiden Primärtöne nicht größer als 8 Schwingungen (in der Gegend von e_2), so hört man nur *einen* Ton, der zwischen p und q liegt (Zwischenton) und dessen *Höhe konstant* ist. Sind die Primärtöne gleichstark, so soll der Zwischenton „ziemlich" in der Mitte zwischen beiden liegen, sind sie verschieden stark, so liegt er — entsprechend Formel (5′) auf Seite 574 — dem stärkeren näher. Dagegen gibt z. B. F. Krueger[2]) an, daß für etwa gleichstarke Primärtöne der Zwischenton ausnahmslos dem tieferen Primärton näher liegt, solange der Abstand der Primärtöne so klein ist, daß ihre Zweiheit völlig unerkannt bleibt. Erwähnt sei hier noch, daß nach St. Baley[3]) beim „dichotischen" (zwei Töne verschiedener Höhe werden je einem Ohre dargeboten) Hören von der Zweiheit der beiden Primärtöne nichts erkannt wird, solange ihr Abstand $p-q$ nicht größer als 6—7 Schwingungen ist. Wird der Abstand größer (etwa 8—15 Schwingungen in der Gegend von e_2), so wird nach M. Eberhardt auch nur *ein* Zwischenton gehört, solange die Intensität der Primärtöne sehr verschieden ist. Ist der Intensitätsunterschied weniger groß, so werden *zwei* Töne gehört, von denen der eine mit dem lauteren Primärton übereinstimmt, der andere aber zwischen p und q liegt und mit dem nach Formel (5′) berechneten übereinstimmt. Ist die Intensität beider Primärtöne etwa gleichgroß, so werden auch zwei Töne gehört, die aber beide zwischen p und q liegen, etwa gleich weit von der Mitte entfernt. Je größer $p-q$ wird, um so weiter rücken die zwei Zwischentöne von der Mitte fort, bis sie schließlich mit den Primärtönen zusammenfallen. Wichtig ist auch die Angabe Stumpfs[4]), daß bei gewissen Intervallen ein Zwischenton schwebend und daneben die beiden Primärtöne ohne Schwebungen gehört werden, wobei der Zwischenton etwas näher an dem tieferen Primärton liegt.

Übrigens glaubte einer der Mitbeobachter von M. Eberhardt, vereinzelt auch Tonhöhenschwankungen vom Maximum zum Minimum hin feststellen zu können, wobei aber der Minimumton ohne Rücksicht auf das Intensitätsverhältnis der Primärtöne stets als der höhere erschien. Abgesehen von der Schwierigkeit der Beobachtung, die es mit sich bringen mag, daß von dem ganzen Phänomen in der Regel nur Teile mit voller Aufmerksamkeit verfolgt werden können, mögen auch noch erhebliche individuelle Unterschiede (etwa infolge verschieden starker Dämpfung der Ohrresonatoren) vorliegen.

Jedenfalls ist die Frage der Tonhöhenschwankungen noch nicht entschieden. Die bisherigen negativen Beobachtungen sind vielleicht doch auf ungünstige Versuchsbedingungen zurückzuführen (obwohl Verf. sich schon bemüht hatte, die Bedingungen möglichst günstig zu wählen), und bei den positiven Beobachtungen waren Fehlerquellen — z. B. die Mitwirkung schwacher Obertöne, die im Maximum der Schwebungen des Grundtones nicht hörbar sind, im Minimum aber den Klangcharakter beherrschen können — nicht mit Sicherheit ausgeschlossen. Weitere Beobachtungen sind notwendig, und zwar Beobachtungen an Hand eines brauchbaren theoretischen Leitfadens.

Verf.[5]) hat schon 1911 darauf hingewiesen, daß die Helmholtzsche Berechnung nur als „rohe Annäherung"[6]) angesehen werden darf, und auch E. Budde[7]) hat sich später —

[1]) Eberhardt, M.: Psychol. Forsch. Bd. 2, S. 336—345. 1922.

[2]) Krueger, F.: Wundts philosoph. Studien Bd. 16, S. 307 u. 568. 1900.

[3]) Baley, St.: Versuche über den dichotischen Zusammenklang wenig verschiedener Töne. Zeitschr. f. Psychol. Bd. 70, S. 321—346. 1913.

[4]) Stumpf, C.: Tonpsychologie Bd. II, S. 480/81.

[5]) Waetzmann, E.: Physikal. Zeitschr. Bd. 12, S. 231—238. 1911.

[6]) M. Eberhardt (l. c. S. 341, Anm.) scheint hiermit nicht einverstanden zu sein.

[7]) Budde, E.: Zur Resonanztheorie des Hörens. Ber. d. dtsch. physikal. Ges. S. 369 bis 383. 1916. Gehörsempfindung, S. 184.

soweit mir bekannt, bisher als einziger — dieser Ansicht angeschlossen und bezeichnet jetzt die Helmholtzschen Formeln — (5), (5′), (5″) — direkt als „unrichtig". Die Formel ist an sich nicht unrichtig, gibt nur über das, was Helmholtz und andere aus ihr herauslesen wollten, quantitativ keinerlei Aufklärung. Sie kann, mit größter Vorsicht und den nötigen Einschränkungen zwar dazu benutzt werden, die Schwingungszahl eines einzigen, von p und q gleichzeitig erregten Resonators zu bestimmen, *nicht aber dazu, die Lage der Schwingungsmaxima in einem ganzen von p und q erregten Resonatorensystem aufzufinden.* Und hierauf kommt es, wenigstens vom Standpunkte der Resonanztheorie des Hörens aus, in allererster Linie an, wenn nach der Höhe der gehörten Schwebungstöne gefragt wird. Dabei ist dann außerdem noch die Frage der spezifischen Sinnesenergien mitzudiskutieren. Budde[1]) hat bereits einige angenäherte Berechnungen für die Lage der Resonanzmaxima sowohl im Maximum als auch im Minimum der Schwebungen ausgeführt. Diese Rechnungen sind sehr beachtenswert, und auf diesem Wege muß — Hand in Hand mit entsprechenden Beobachtungen — weitergegangen werden, um das Problem zu klären.

Es sei noch darauf hingewiesen, daß nach Stumpf[2]) mit starken oder schnellen Schwebungen gewisse Nebenerscheinungen verbunden sein sollen, hauptsächlich Geräusche, außerdem aber hohe Töne. Da diese Phänomene hauptsächlich bei obertonreichen Klängen auftreten, sind sie vielleicht doch auf Schwebungen direkt zurückzuführen und nicht als ihnen parallel laufende, selbständige Begleiterscheinungen anzusehen.

d) Dichotische[3]) Schwebungen. Man hört Schwebungen zwischen zwei Primärtönen auch dann noch, wenn der eine von ihnen dem einen Ohr, der andere dem anderen Ohr zugeleitet wird, so daß also von außenher in jedes Ohr nur ein Ton gelangt. Vielfach ist das darauf zurückgeführt worden, daß der dem linken Ohr zugeleitete Ton durch innere Knochenleitung auch zur Schnecke des rechten Ohres gelangt und umgekehrt. Hiernach würden also die dichotischen Schwebungen genau so (peripher) entstehen wie die monotischen. Andere Autoren[4]) dagegen sind auf Grund ihrer Beobachtungen zu dem Schluß gekommen, daß dichotische Schwebungen auch dann hörbar sind, wenn eine Überleitung des dem einen Ohr dargebotenen Tones zur Schnecke des anderen Ohres ausgeschlossen erscheint, daß sie nicht rein physikalisch zu erklären sind, sondern erst im Hörzentrum entstehen („zentrale" Schwebungen). Kreidl und Gatscher[5]) haben versucht, diese Frage durch Versuche mit einseitig Tauben zu klären. Nimmt man an, daß bei einseitiger Taubheit ohne nachweisbare Änderung des Leitungsapparates die innere Knochenleitung für den Schall nicht gestört ist, so sollten solche einseitig Tauben dichotische Schwebungen, falls diese peripher entstehen, in dem gesunden Ohre hören. Das war aber nicht der Fall. Jedoch weisen die Autoren selbst darauf hin, daß durch den negativen Ausfall ihrer Versuche die Entstehung rein zentraler Schwebungen immer noch nicht sichergestellt ist. Nur so viel glauben sie schon mit Sicherheit sagen zu dürfen, daß zur Entstehung dichotischer Schwebungen eine beiderseitige Nervenreizung, also neben dem physikalischen Moment auch ein physiologisches zu fordern ist.

Baley[6]) beobachtete bei dichotischer Zuleitung zweier oder mehrerer Töne, daß zwei Primärtöne (Höhenlage etwa 600 Schwingungen pro Sekunde), solange ihr Abstand etwa 6—7 Schwingungen nicht überschreitet, als ein Ton gehört werden, dessen Höhe in der Regel (nicht immer) als zwischen den Primärtonhöhen liegend geschätzt wurde. Die Frage, ob es sich dabei um wirkliche, physikalisch-physiologische Zwischentonbildung (wie wir sie beim monotischen Hören annehmen) oder nur um ein Versagen der Unterscheidungsfähigkeit handelt, wird offen gelassen. Jedenfalls fand aber bei den Baleyschen Versuchen Überleitung des Schalles durch Knochenleitung von einem zum anderen Ohre statt.

[1]) Budde, E.: Gehörsempfindung, S. 178ff.

[2]) Stumpf, C.: Tonpsychologie Bd. II, S. 452ff.

[3]) „Diotisch" — jedem Ohr wird der gleiche Ton dargeboten. „Dichotisch" — jedem Ohr wird ein anderer Ton dargeboten.

[4]) z. B. Scripture: Ist eine zentrale Entstehung von Schwebungen möglich? Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 4, S. 349. 1893.

[5]) Kreidl, A. u. S. Gatscher: Zur Frage der Entstehung zentraler Schwebungen. Pflügers Arch. 185, 165—172, 1920, ebenda 190, 106, 1921.

[6]) Baley, St.: Zeitschr. f. Psychol. Bd. 70, S. 321. 1913.

v. Hornbostel und Wertheimer[1]) kommen auf Grund gewisser Beobachtungen und im Rahmen ihrer Theorie der Schallokalisation zu dem besonders interessanten Ergebnis, daß dichotische Schwebungen „überhaupt keine Schwebungen im gewöhnlichen Sinne, sondern reine Lokalisationserscheinungen" sind. Daher könnten sie auch nicht durch die Interferenz von Schwingungen im peripheren Organ erklärt werden.

e) Zusammenklang von mehr als zwei Tönen. Fallen auf das Ohr gleichzeitig mehrere Töne von kleinen Höhendifferenzen auf, so sind im allgemeinen — wie nach der physikalisch-physiologischen Theorie der Schwebungen zu erwarten ist — die Schwebungsrhythmen herauszuhören, die je zwei von diesen Tönen, außerhalb des Zusammenklanges miteinander kombiniert, geben würden. Die langsameren Schwebungen drängen sich dabei mehr auf als die schnelleren. Ja, zwei Töne bilden, wenn sie genügend nahe aneinander liegen, wieder einen Zwischenton. Man hört nicht alle diese Zwischentöne zu gleicher Zeit, sondern je nach der Stellung des Ohres zu den Klangquellen, nur einen von ihnen, zuweilen überhaupt nur einen einzigen. Wenn sämtliche (6—10) zusammenklingenden Töne der Reihe nach um die gleiche Schwingungsanzahl (3—4) differieren, so hört man nur einen Ton, der etwa in der Mitte sämtlicher primär angegebenen Töne liegt. Die angegebenen Beobachtungen sind von Baley[2]) mit „Tönen" (in Wirklichkeit „Klängen") eines Zungeninstrumentes in der Höhenlage von etwa 600 Schwingungen angestellt.

B. Kombinationstöne.

1. Was man hört.

Die bekannte Grundtatsache ist die, daß man beim gleichzeitigen Erklingen zweier Primärtöne (P.-T.) p und q neben den P.-T. noch weitere Töne hört, sog. „resultierende" Töne oder Kombinationstöne (K.-T.) (Summationstöne [S.-T.] und Differenztöne [D.-T.]), deren Schwingungszahlen sich in der Form $ap \pm bq$ schreiben lassen, wo a und b ganze Zahlen sind. Auch Obertöne (O.-T.) von p und q können auftreten. Auf die O.-T. kommen wir aber erst später zurück. In einer außerordentlich sorgfältigen und umfangreichen Untersuchung hat Stumpf[3]) festgestellt, welche K.-T. in dem mittleren Teil der Tonskala zu hören sind. Natürlich ist es nicht ausgeschlossen, daß bei der großen Variationsmöglichkeit der Versuchsbedingungen gelegentlich auch etwas abweichende Resultate gefunden werden, aber im allgemeinen wird man annehmen dürfen, daß seine Angaben ungefähr das enthalten, was ein sorgfältiger und geübter Beobachter unter normalen Verhältnissen wird wahrnehmen können. Von sämtlichen möglichen K.-T. hat er — bei sorgfältiger Ausschaltung der O.-T. durch Interferenzröhren — nur die Töne $p - q$, $2q - p$, $2p - q$, $3q - 2p$, $3p - 2q$, $p + q$ und wahrscheinlich $4q - 3p$ und $4p - 3q$ feststellen können. *Erhebliche Stärke besitzen nur* $p - q$ (D_1) *und* $2q - p$ (D_2), *während alle übrigen bezüglich der Stärke „durch eine große Kluft" von ihnen getrennt sind.* D_2 kann der Definition nach nur bei Intervallen, die kleiner sind als die Oktave, auftreten, und auch D_1 hat nur innerhalb dieser Intervallgrenze bedeutende Intensität. In diesen Intervallgrenzen sind aber D_1 und D_2 überall leicht hörbar, abgesehen von der nächsten Nähe des Einklanges, der Quinte und der Oktave. Die meisten

[1]) v. Hornbostel u. Wertheimer: Über die Wahrnehmung der Schallrichtung. Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss. Bd. 20, S. 388—396. 1920.

[2]) Baley, St.: Über den Zusammenklang einer größeren Zahl wenig verschiedener Töne. Zeitschr. f. Psychol. Bd. 67, S. 261—276. 1913.

[3]) Stumpf, C.: Beobachtungen über Kombinationstöne. Zeitschr. f. Psychol. Bd. 55, S. 1—144. 1910.

K.-T. sind bei kleinen Intervallen, unterhalb der kleinen Terz, zu hören. Oberhalb derselben waren K.-T., die tiefer als die P.-T. liegen, außer D_1 und D_2, nicht auffindbar. Oberhalb der großen Sexte fiel auch der obere D.-T. $2q - p$ fort, jenseits der Oktave waren nur noch $p - q$ und $p + q$, beide sehr schwach, wahrnehmbar, jenseits 8 : 1 nur noch $p + q$ und jenseits 12 : 1 auch dieser nicht mehr. Sogenannte zwischenliegende Differenztöne (Schwingungszahlen zwischen p und q) bei Intervallen unterhalb einer Oktave konnten nicht festgestellt werden, ebensowenig irgendwelche S.-T. von höherer als der ersten Ordnung. Bei Intervallen oberhalb einer Oktave sind die K.-T. so schwach, daß Stumpf (S. 125) hierüber sagt: Zunächst wird selbst der Geübte überhaupt nichts von K.-T. beobachten. Und hat man dann einen schwachen Ton gefunden, so erweist sich meistens, daß O.-T. schuld waren oder schuld sein konnten.

Helmholtz führte übrigens in seinen ersten Arbeiten das etwaige Vorhandensein von K.-T. höherer Ordnung auf die Mitwirkung von O.-T. zurück; später gibt er an, daß sie ohne die Mitwirkung von O.-T. nur sehr schwer erkennbar seien. Was den D_2 anlangt, so ist diese Angabe nicht zutreffend.

Was die Intensität der P.-T anlangt, so ist bekannt, daß sie nicht allzu gering sein darf, damit noch D.-T. zum Vorschein kommen, obwohl man des öfteren auch noch bei erstaunlich leisen P.-T. einen D_1 oder D_2 hört. Übermäßige Stärke der P.-T. ist aber für das Heraushören des D_1 und D_2 auch nicht gut. Die *relativen* Intensitäten der beiden P.-T. sollen nicht allzu verschieden sein, obwohl die Ungleichheit unter Umständen auch wieder sehr weit gehen kann, bevor die K.-T. verschwinden. Jedenfalls sind für die Erzeugung eines *besonders lauten* D.-T. die Intensitäten der P.-T. annähernd gleich zu wählen.

Ein sehr wesentlicher Punkt scheint mir zu sein, daß die Intensität der D.-T. mit wachsender Höhenlage der P.-T. im allgemeinen größer wird. Jedenfalls habe ich bei tieferen Lagen der P.-T. nie derart starke D.-T. beobachtet wie etwa in der viergestrichenen Oktave.

Was die K.-T. namentlich für die Theorie des Hörens interessant macht, das ist die Tatsache, daß sie im allgemeinen bei völlig voneinander getrennten P.-T.-Quellen außerhalb des Ohres nicht nachweisbar sind. Resonatoren sprechen auf sie nicht an, sie können somit nicht als sinusförmige Schwingungskomponenten im Luftraum existieren. Entweder also, sie durchbrechen das Grundgesetz der physiologischen Akustik, das Ohmsche Gesetz (vgl. den Artikel „Hörtheorien" in diesem Handbuch), oder aber es müssen im Ohre auf irgendeine Weise ihnen entsprechende sinusförmige Schwingungskomponenten gebildet werden.

2. Die R. Königsche Theorie.

Für die erste Möglichkeit haben sich R. König[1]) und nach ihm zahlreiche andere Forscher[2]) entschieden. Nach König bilden Stöße (Maxima der Schwebungen) bei hinreichender Frequenz einen „Stoßton" (St.-T.). Für die Zahl der Stöße und damit die Höhe der St.-T. gibt König eine Regel, die man folgendermaßen aussprechen kann: Jedes P.-T.-Intervall $p : q$, wobei $p > q$ sei, gibt 2 Arten von Stößen, „untere" und „obere". Die Zahl der unteren Stöße m ist gleich $p - nq$ und die der oberen m' gleich $(n + 1)\,q - p$, wobei nq und $(n + 1)\,q$ zahlenmäßig diejenigen harmonischem Oberschwingungen von q sind, zwischen denen, als nächstbenachbarten, p liegt. Damit ist nicht etwa gemeint, daß die O.-T. von q mitwirken, vielmehr sollen zwei *reine* P.-T. p und q diese beiden Gruppen von Stößen und St.-T. erzeugen. Neben diesen beiden Arten von

[1]) König, R.: Über den Zusammenklang zweier Töne. Poggend. Ann. d. Physik Bd. 157, S. 177. 1876.

[2]) Vgl. besonders W. Voigt: Wiedem. Ann. d. Physik Bd. 40, S. 652. 1890 und hierzu E. Waetzmann: Physikal. Zeitschr. Bd. 12, S. 231. 1911.

„primären" Stößen sollen noch „sekundäre" Stöße auftreten, welche aus den beiden primären St.-T. in entsprechender Weise entstehen wie die primären Stöße aus den P.-T. Nach Königs eigenen Angaben hat er aber einen sekundären St.-T. nur in 2 Fällen beobachtet.

Die Königsche Theorie macht also — im Gegensatz zu Ohm — die Voraussetzung, daß unser Ohr imstande ist, in gleichen Zeitintervallen sich wiederholende Amplituden- bzw. Intensitätsschwankungen als einen Ton zur Empfindung zu bringen, dessen Höhe durch die Zahl der Schwankungen pro Sekunde gegeben ist. Für den D_1 und kleine Intervalle der P.-T. ließe sich diese Ableitung mit der Resonanztheorie des Hörens durch passende Zusatzhypothesen zum Ohmschen Gesetz noch vereinen, für große Intervalle würden die Schwierigkeiten für die Resonanztheorie unüberwindlich werden. Das ist natürlich ein Punkt, der zu einer sehr kritischen Einstellung gegenüber der Königschen Theorie veranlassen wird, aber es ist noch kein Gegenbeweis[1]). Die Theorie scheitert aber an der Existenz von K.-T. höherer Ordnung. Die „oberen" Stöße Königs existieren nicht, wenigstens nicht in dem von ihm gemeinten Sinne. Er ist hier wohl zweifellos durch die Mitwirkung von O.-T. und D.-T. getäuscht worden. Die Annahme aber etwa, daß „der" St.-T. $p - q$ mit einem der P.-T., also z. B. q, einen neuen St.-T. $q - (p - q) = 2q - p$ bilden könne, ist nicht haltbar. Wie innerhalb einer fertigen Schwingungsbewegung irgendeine „Komponente" derselben (die Schwebungsmaxima) mit irgendeiner anderen (der einem P.-T. entsprechenden sinusförmigen Komponente) noch etwas Neues bilden soll, ist unverständlich. Man müßte also letzten Endes auf die Tätigkeit des Zentralorgans zurückgreifen, was an dieser Stelle einer Verzichtleistung auf eine Erklärung überhaupt gleichkommt. Aber selbst die Herleitung des Tones $p - q$ aus den Schwebungen begegnet der wohl unüberwindlichen Schwierigkeit, daß man bei passender Wahl des Intervalles der P.-T. (z. B. mit zwei Stimmgabeln auf Resonanzkräfte 700 und 640) die Schwebungen und den ihrer Anzahl entsprechenden D.-T. gleichzeitig nebeneinander hört.

Einen Punkt, der trotz allem dafür spricht, daß in der Königschen Stoßtontheorie jedenfalls ein richtiger Gedanke verborgen sein muß, wollen wir jetzt schon als besonders wichtig hervorheben. Es ist die Tatsache, daß *besonders starke* D.-T. nur bei kleinen Intervallen der P.-T. auftreten, bei denen die aus den P.-T. durch ungestörte Superposition Resultierende ausgesprochene Schwebungen zeigt.

3. Die Helmholtzsche Theorie und verwandte Theorien.

a) Die Helmholtzsche Theorie der gestörten Superposition. Nach der elementaren Theorie der erzwungenen Schwingungen überlagern sich zwei (oder mehrere) auf einen schwingungsfähigen Körper auftreffende Primärschwingungen ungestört, d. h. die von den einzelnen Primärschwingungen herrührenden Elongationen setzen sich rein additiv zusammen. Das ist der Fall, solange der schwingungsfähige Körper rein linearen Gesetzen (Kraft- und Dämpfungsgesetz) folgt. Helmholtz[2]) hat nun gezeigt, daß sich Abweichungen von den linearen Schwingungsgesetzen in der Weise bemerkbar machen, daß in der resultierenden Schwingung des erregten Körpers neben den Primärschwingungen neue sinusförmige Komponenten auftreten, und zwar die harmonischen O.-T. zu den P.-T. und die K.-T. Setzen wir mit Helmholtz an, daß für einen „elastischen Massenpunkt" die Kraft, die ihn in die Ruhelage zurücktreibt, nicht

[1]) Die Helmholtzschen „Gegenbeweise" gegen König waren nicht zwingend. Vgl. hierzu E. Waetzmann: Die Resonanztheorie des Hörens. S. 116 117. Braunschweig 1912.

[2]) Helmholtz, H. v.: Über Kombinationstöne. Poggend. Ann. d. Physik Bd. 99, S. 497. 1856. Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss. 1856, S. 279. Ges. Abhandl. Bd. I, S. 261. Tonempfindungen, Beilage XII.

einfach $= a^2 x$ (lineares Kraftgesetz), sondern $= a^2 x + b x^2$ (quadratisches Kraftgesetz) ist, und fügen wir noch, was Helmholtz versäumt hat, ein (lineares) Dämpfungsglied hinzu[1]), so lautet die Schwingungsgleichung für den Massenpunkt, wenn zwei Töne p und q auftreffen:

$$m\ddot{x} + k\dot{x} + a^2 x + b x^2 + f \sin 2\pi p t + g \sin (2\pi q t + c) = 0 . \tag{1}$$

Durch ein näherungsweises Integrationsverfahren erhält man als erste Näherungslösung dieser Gleichung einen Ausdruck

$$\left.\begin{aligned} x_1 = {} & A e^{-\frac{kt}{2m}} \sin\left(\sqrt{\frac{a^2}{m} - \frac{k^2}{4m^2}}\, t + \varphi\right) \\ & + \frac{f}{m\sqrt{\left(\frac{a^2}{m} - 4\pi^2 p^2\right)^2 + 4\pi^2 p^2 \frac{k^2}{m^2}}} \sin (2\pi p t - \chi) \\ & + \frac{g}{m\sqrt{\left(\frac{a^2}{m} - 4\pi^2 q^2\right)^2 + 4\pi^2 q^2 \frac{k^2}{m^2}}} \sin (2\pi q t - \psi) , \end{aligned}\right\} \tag{2}$$

wobei φ, χ und ψ Phasenkonstanten sind. Wegen der Dämpfung wird das erste Glied der rechten Seite von (2) nach einiger Zeit praktisch gleich Null, so daß wir schreiben dürfen

$$x_1 = \varrho \sin (2\pi p t - \chi) + \sigma \sin (2\pi q t - \psi) \tag{3}$$

wobei

$$\left.\begin{aligned} \varrho = {} & \frac{f}{m\sqrt{\left(\frac{a^2}{m} - 4\pi^2 p^2\right)^2 + 4\pi^2 p^2 \frac{k^2}{m^2}}} \\ \text{und} \quad \sigma = {} & \frac{g}{m\sqrt{\left(\frac{a^2}{m} - 4\pi^2 q^2\right)^2 + 4\pi^2 q^2 \frac{k^2}{m^2}}} \end{aligned}\right\} \tag{3'}$$

ist. Mit dieser Lösung erhält man dann als nächstes Näherungsglied ein Zusatzglied zu x_1 von der Form:

$$\left.\begin{aligned} x_2 = {} & -\frac{b}{2a^2}(\varrho^2 + \sigma^2) \\ & + \frac{b\varrho^2}{2m\sqrt{\left(\frac{a^2}{m} - 4\pi^2 \cdot 4p^2\right)^2 + 4\pi^2 4p^2 \frac{k^2}{m^2}}} \cos (2\pi \cdot 2pt - \chi') \\ & + \frac{b\sigma^2}{2m\sqrt{\left(\frac{a^2}{m} - 4\pi^2 4q^2\right)^2 + 4\pi^2 4q^2 \frac{k^2}{m^2}}} \cos (2\pi \cdot 2qt - \psi') \\ & - \frac{b\varrho\sigma}{m\sqrt{\left(\frac{a^2}{m} - 4\pi^2 (p-q)^2\right)^2 + 4\pi^2 (p-q)^2 \frac{k^2}{m^2}}} \cos (2\pi [p-q] t - \chi'') \\ & + \frac{b\varrho\sigma}{m\sqrt{\left(\frac{a^2}{m} - 4\pi^2 (p+q)^2\right)^2 + 4\pi^2 (p+q)^2 \frac{k^2}{m^2}}} \cos (2\pi [p+q] t - \psi'') . \end{aligned}\right\} \tag{4}$$

[1]) Waetzmann, E.: Ann. d. Physik Bd. 24, S. 68. 1907.

Dieses (erste) Störungsglied gibt also neben einer einseitigen Verschiebung der Ruhelage die O.-T. $2p$, $2q$ und die K.-T. 1. Ordnung $p - q$ und $p + q$. Ein zweites Störungsglied gibt die O.-T. $3p$, $3q$ und die K.-T. 2. Ordnung usf. Wir begnügen uns, da die Formeln immer komplizierter werden, mit der Angabe des Amplitudenwertes A' des $D_2\, 2q - p$. Es wird[1])

$$A' = \frac{b\varrho\sigma^2\sqrt{\sigma_1^2 + \varrho_2^2 - 2\sigma_1\varrho_2\cos(c_1 - c_2)}}{2m\sqrt{\left(\frac{a^2}{m} - 4\pi^2(2q-p)^2\right)^2 + 4\pi^2(2q-p)^2\frac{k^2}{m^2}}}, \tag{5}$$

wobei c_1 und c_2 wieder Phasenkonstante sind und

$$\left.\begin{aligned} \sigma_1 &= \frac{b}{2m\sqrt{\left(\frac{a^2}{m} - 4\pi^2 4q^2\right)^2 + 4\pi^2 4q^2\frac{k^2}{m^2}}} \\ \text{und}\quad \varrho_2 &= \frac{b}{m\sqrt{\left(\frac{a^2}{m} - 4\pi^2(p-q)^2\right)^2 + 4\pi^2(p-q)^2\frac{k^2}{m^2}}} \end{aligned}\right\} \tag{5'}$$

ist. Nach der Helmholtzschen Theorie treten also den K.-T. entsprechende sinusförmige Komponenten als Störungseffekte in der Schwingung des von p und q erregten Körpers auf, wenn dieser Körper (elastischer Massenpunkt) nicht dem gewöhnlichen linearen, sondern einem quadratischen Kraftgesetz gehorcht. Die den K.-T. entsprechenden Komponenten unterscheiden sich dann in nichts mehr von den den P.-T. entsprechenden. In der Natur eines Störungseffektes liegt es, daß die Störungen gegenüber den primären Schwingungen klein sind, und tatsächlich haben nicht nur Helmholtz, sondern auch die meisten Forscher nach ihm die Sachlage so aufgefaßt, als wären die K.-T. ein an Intensität sehr schwaches Phänomen, das durchaus den Charakter eines Störungseffektes besitzt. Wir werden noch im einzelnen besprechen, daß das durchaus nicht immer zutrifft.

Der Helmholtzsche Kraftansatz $a^2x + bx^2$ enthält neben der Abweichung von der Linearität noch ein zweites beachtenswertes Moment. Für positives und negatives Vorzeichen ist die Größe der Kraft verschieden, es ist also eine *unsymmetrisch wirkende Kraft*, sie wird sich also vorzugsweise bei Körpern bemerkbar machen, die von vornherein unsymmetrisch gebaut sind. Dementsprechend nahm Helmholtz an, daß die bei getrennten P.-T.-Quellen gehörten, durch Resonatoren aber nicht verstärkbaren K.-T. in dem (unsymmetrisch gebauten) Trommelfell des Hörers entstehen. Wenn unterdessen festgestellt worden ist, daß auch Personen ohne Trommelfell K.-T. zu hören vermögen[2]), so beweist das nichts gegen den Grundgedanken der Helmholtzschen Theorie, denn es finden sich im Ohre auch noch andere mitschwingende Gebilde, die wohl geeignet scheinen, Unsymmetrien zu ergeben.

b) Die Helmholtzsche Theorie und die Tatsachen des Hörens. So bestechend diese Theorie, namentlich für den Physiker, auch sein mag, so mußte doch ein gewisses Mißtrauen gegen sie bestehen bleiben, solange es nicht gelingen wollte, entsprechende Vorgänge auch objektiv außerhalb des Ohres festzustellen. Das wollte aber lange Zeit hindurch trotz zahlreicher Bemühungen nicht gelingen. Zwar gibt schon Helmholtz an, K.-T. beobachtet zu haben, die durch

[1]) Waetzmann, E.: Ann. d. Physik Bd 33, S. 1299. 1910.

[2]) Schaefer, Karl L.: Schaefer u. Passows Beitr. Bd. 6, S 207 ff. — Gatscher. S. u. A. Kreidl: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 31, S. 1—7.

Resonatoren verstärkt werden, und führt diese Beobachtungen als Beweis gegen die Richtigkeit der Königschen Theorie an; aber diese Beobachtungen beziehen sich auf K.-T. (K.-T. „erster Art"), deren P.-T. einen *gemeinsamen* Entstehungsort (z. B. Doppelsirene) haben und sich schon dadurch, gewissermaßen in statu nascendi, gegenseitig derart beeinflussen, daß K.-T. entstehen[1]). Mit der Helmholtzschen Herleitung der von *getrennten* P.-T.-Quellen herrührenden K.-T. aus nicht linearen Gleichungen (K.-T. „zweiter Art") haben sie nichts zu tun. Sie gehören mehr zur Klasse der sog. Variationstöne. Mit dem objektiven Nachweis von K.-T. zweiter Art, der später auch gelungen ist, werden wir uns im nächsten Abschnitt beschäftigen.

Jetzt wollen wir nur prüfen, wie die Helmholtzschen Rechnungsresultate mit dem übereinstimmen, was man hört, also mit den „subjektiven" (physiologisch-objektiven) K.-T., zu deren Erklärung ja die ganze Rechnung angestellt worden ist. Sobald man da auf irgendwelche Einzelheiten in Intensitätsfragen eingeht, stimmt die Sache recht schlecht. Zunächst müßte man erwarten, daß die K.-T. in jedem Falle gegenüber den P.-T. schwach sind. Das trifft nun zwar für die meisten K.-T. zu, aber nicht für den D_1 und oftmals auch nicht für den D_2. Benutzt man z. B. als P.-T.-Quellen Königsche Stimmgabeln der drei- und viergestrichenen Oktave oder Glaspfeifen in ähnlicher Höhenlage, so kann der D_1 so stark werden, daß man Mühe hat, daneben die P.-T. deutlich herauszuhören. Dabei kann D_1 in Gegenden der Tonskala liegen, in denen das Ohr gegenüber der Höhenlage der P.-T. enorm unempfindlich ist, so daß also auch auf relativ sehr große „objektive" Stärke des D_1 zu schließen ist. Stumpf[2]) gibt an, daß man an einer Zinnpfeifenserie der viergestrichenen Oktave D_1 und D_2 in gleicher Stärke wie die P.-T. hörte und daß selbst in der eingestrichenen Oktave an einer Flaschenorgel der D_1 zuweilen ebenso laut ist wie die P.-T. Besonders energisch hat L. Hermann darauf hingewiesen[3]), daß die theoretisch errechneten D.-T.-Amplituden im Verhältnis zu den P.-T.-Amplituden viel zu klein seien. Solange es sich um das bloße Hören von D.-T. handelt, mußten gegen die Hermannschen Argumentationen freilich sehr erhebliche Bedenken erhoben werden; nachdem aber vom Verf. auch außerhalb des Ohres D.-T. zweiter Art festgestellt worden sind, deren Amplituden ein Vielfaches der Amplituden der P.-T. sind, kann m. E. die Hermannsche Kritik der Helmholtzschen Theorie in ihren Grundgedanken nicht mehr zurückgewiesen werden. Zwar möchte ich mich mit seinen Argumentationen und Rechnungen im einzelnen auch heute durchaus nicht identifizieren, aber soweit hat Hermann — *auch gegenüber Einwänden des Verf.*[4]) — recht behalten, daß der D_1 oft so stark ist, wie es aus der Helmholtzschen Theorie nicht zu erschließen ist.

Einige weitere Punkte, in denen Beobachtung und Theorie ebenfalls nicht übereinstimmen, sind folgende: Sehr starke D.-T. erhält man nur bei *kleinen Intervallen* der P.-T., was in den Formeln (4) und (5) nicht zum Ausdruck kommt. Ferner ist nach (4) die Amplitude des D_1 *proportional* dem *Produkt* $\varrho \cdot \sigma$ der Amplituden der P.-T., bleibt also bei starken relativen Änderungen von ϱ und σ gleich, wenn nur $\varrho \cdot \sigma$ gleich bleibt, während die Beobachtung ergibt, daß D_1

[1]) Budde, E.: Gehörsempfindung. S. 81. B. bezeichnet sie als „Kopplungstöne". Mir scheint die ältere Unterscheidung als K.-T. erster und zweiter Art — wenn man die K.-T. erster Art nicht überhaupt zu den Variationstönen zählen will — die zweckmäßigere zu sein, zumal eigenartige Kopplungsverhältnisse auch bei der Entstehung von K.-T. zweiter, Art eine wesentliche Rolle spielen können.

[2]) Stumpf, C.: Zeitschr. f. Psychol. Bd. 55, S. 1—144. 1910.

[3]) Hermann, L.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 49, S. 499. 1891; Ann. d. Physik, Bd. 25, S. 697. 1908; Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 122, S. 419. 1908.

[4]) Waetzmann, E.: Ann. d. Physik Bd. 28, S. 1067. 1909.

bei etwa gleichen Intensitäten der P.-T. bei weitem am stärksten ist. Schon Hermann[1]) sagt, daß „in der Tat periodische Maxima und Minima der resultierenden Amplitude zur Erzeugung von D.-T. unerläßlich sind, was in der Helmholtzschen Theorie nicht zum Ausdruck kommt". Diesem Satz möchte ich mich insoweit anschließen, als zur Erzeugung *sehr starker* D.-T. ganz ausgeprägte Maxima und Minima in der aus den beiden P.-T. bei ungestörter Superposition Resultierenden notwendig sind. Wenn wir vielfach von „sehr starken" D.-T. im Gegensatz zu anderen, schwerer zu hörenden sprechen, so ist das natürlich keine schöne Charakterisierung der Intensität, aber jeder, der einmal einen D_1 bei kleinem Intervall zweier kräftiger, etwa in der viergestrichenen Oktave liegenden P.-T. gehört hat, weiß, was damit gemeint ist. Endlich sei noch darauf hingewiesen, daß die Helmholtzsche Rechnung die im allgemeinen zu beobachtende starke Zunahme der Intensität der D.-T. mit wachsender Höhenlage der P.-T. nicht wiedergibt. Ein interessanter Punkt, in welchem Beobachtung und Theorie übereinstimmen, ist der, daß bei Verstärkung des tieferen P.-T. (q) die Intensität von D_2 relativ stärker wächst als die von D_1 [vgl. Formel (4) und (5)].

Budde[2]) hat gegen die Art der Helmholtzschen Integration von (1) prinzipielle Bedenken erhoben, die darin gipfeln, daß man aus den Helmholtzschen Resultaten überhaupt keine quantitativen Schlüsse ziehen könne, weil sie zu unhaltbaren Folgerungen in bezug auf die Stabilitätsverhältnisse führen. Die Buddesche Argumentation ist aber irrig[3]), was um so entschiedener betont werden muß, als sie schon in die Literatur Eingang gefunden hat.

c) Erweiterung des Helmholtzschen Ansatzes. Schon Rayleigh hat erkannt, das Gleichung (1) nur einen Spezialfall für die Herleitung der K.-T. aus nicht linearen Schwingungsgesetzen des erregten Körpers darstellt und stellt eine viel allgemeinere quadratische Gleichung auf[4]), ohne aber irgendwelche Durchrechnungen zu versuchen oder Folgerungen daraus zu ziehen. Ferner hat Rayleigh[5]) den Kraftansatz $a^2x + cx^3$, der sich auf ein symmetrisches System bezieht, diskutiert. Er führt die Rechnung zwar nur für freie Schwingungen durch, alles Wesentliche ist aber daraus zu ersehen. Gerade die wichtigsten Töne, die O.-T. und K.-T. *erster* Ordnung, treten dann aber nicht auf. Diese Schwierigkeit wird vermieden, wenn die Kraft gleich $a^2x \pm bx^2$ angesetzt wird[6]), wobei das positive oder negative Vorzeichen zu nehmen ist, je nachdem ob x positiv oder negativ ist. Man hat dann also ein quadratisches und trotzdem symmetrisches Kraftgesetz. Der wirklichen Durchrechnung eines derartigen Ansatzes scheinen sich allerdings sehr erhebliche Schwierigkeiten entgegen zu stellen. Vor allem aber darf man nach dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse wohl sicher sagen, *daß das vielfach zutage getretene Bestreben, die Unsymmetrie in dem Ansatz zu vermeiden, abwegig ist.* Vielmehr scheint mir, daß sich der geniale Blick von Helmholtz gerade darin wieder gezeigt hat, daß er die Annahme der Unsymmetrie einführte.

Bereits F. Lindig[7]) hat die Unsymmetrie zum Prinzip erhoben, freilich nur für die Erklärung der Entstehung von O.-T. an den Grenzflächen schwingender fester Körper (namentlich Stimmgabeln) gegen Luft. Er bezeichnet die hier —

[1]) Hermann, L.: l. c.

[2]) Budde, E.: Verhandl. d. dtsch. physikal. Ges. Bd. 21, S. 70. 1919; Gehörsempfindung, S. 108 ff.

[3]) Waetzmann, E.: Verhandl. d. dtsch. physikal. Ges. Bd. 21, S. 506. 1919.

[4]) Rayleigh, Lord: Theory of Sound. Bd. I.

[5]) Rayleigh, Lord: Theory of Sound. Bd. I.

[6]) Schulze, F. A.: Ann. d. Physik Bd. 34, S. 817. 1911.

[7]) Lindig, F.: Über die verstimmte Oktave bei Stimmgabeln und über Asymmetrietöne. Ann. d. Physik Bd. 11, S. 31—53. 1903.

infolge der unsymmetrischen Lagerung der Luftteilchen — entstehenden harmonischen O.-T. direkt als „*Asymmetrietöne*" und sagt: „Ist x groß, so entsteht ein K.-T. mitten in der Luft, wo zwei sehr intensive Töne zusammentreffen. Ist b groß, so entsteht ein Asymmetrieton nur an Übergangsstellen (Grenzflächen) der Tonquellen selber." Ich bin freilich der Ansicht, daß auch bei der Entstehung von (starken) K.-T. die Unsymmetrie die ausschlaggebende Rollespielt.

Eine von der Helmholtzschen etwas abweichende Rechnung von Delsaulx[1]) kommt im wesentlichen auf die Einführung eines Dämpfungsgliedes hinaus und bringt nichts wesentlich Neues.

Cl. Schaefer[2]) hat als erster in klarer Weise die allgemeine Frage gestellt, welche Differentialgleichungen überhaupt K.-T. liefern können. Er findet, daß jede Gleichung von der Form

$$m\ddot{x} + a^2 x + \sum b_{\alpha\beta}\, x^{(\alpha)} x^{(\beta)} + f \sin 2\pi p t + g \sin (2\pi q t + c) = 0 \qquad (6)$$

das Geforderte leistet. Die Summenzeichen deuten eine endliche Summation an, und $x^{(\alpha)}$ bzw. $x^{(\beta)}$ bedeuten die α-te bzw. β-te Ableitung von x nach der Zeit. Für α und β gleich Null erhält man den Helmholtzschen Ansatz $a^2 x + b x^2$. Im einzelnen werden dann die beiden durch Spezialisierung aus (6) hervorgehenden Ansätze behandelt:

$$m\ddot{x} + a^2 x \pm b\dot{x}^2 + f \sin 2\pi p t + g \sin (2\pi q t + c) = 0 \qquad (7)$$

und

$$m\ddot{x} + a^2 x + b(\dot{x}^2 + 2x\ddot{x}) + f \sin 2\pi p t + g \sin (2\pi q t + c) = 0\,, \qquad (8)$$

Ansatz (7) erfordert weder Unsymmetrie noch große Amplituden, sondern leitet die K.-T. nur aus dem quadratischen Dämpfungsglied ($b\dot{x}^2$ mit alternierendem Vorzeichen) ab. Ansatz (8) wird speziell auf die Bewegung der Labyrinthflüssigkeit angewandt, wogegen mir allerdings gewisse Bedenken zu bestehen scheinen[3]). Zu erwähnen ist, daß ein Glied mit $\dot{x}^2$ ein Anwachsen der Intensität der K.-T. mit wachsender Höhenlage ergibt. Im übrigen aber leisten die sämtlichen vorgeschlagenen Abänderungen des Helmholtzschen Ansatzes nicht mehr als dieser selbst und versagen für die Erklärung der „sehr starken" K.-T. Ein prinzipieller Mangel aller bisherigen Ansätze ist der, daß sie nur mit einem elastischen *Massenpunkt* operieren. Das hat natürlich seinen guten Grund, denn wie wir gesehen haben, ist die theoretische Behandlung schon unter dieser vereinfachenden Annahme äußerst schwierig und vielfach kaum durchführbar. Das Ziel muß aber sein, wirkliche Körper, namentlich unsymmetrische Membranen, zu behandeln. Ein erster Versuch in dieser Richtung rührt von Cl. Schaefer und E. Juretzka[4]) her, die den gewöhnlichen Schwingungsgleichungen der Saite und einer Membran in Analogie zu Ansatz (7) ein quadratisches Dämpfungsglied zufügen.

d) Kombinationstöne als Teile des Schalldruckes. „Ferner hat Waetzmann ein neues Element in die theoretische Betrachtung gebracht"[5]), indem er fand, daß zwischen zwei P.-T. K.-T. entstehen müssen, sobald die Bedingungen für das Auftreten des Rayleighschen Schalldrucks gegeben sind[6]). Rayleigh[7])

[1]) Delsaux, J.: Ann. et bull. de la soc. roy. des sciences méd. et natur. de Bruxelles 1884, S. 25.

[2]) Schaefer, Cl.: Über mögliche Erweiterungen der Helmholtzschen Theorie der K.-T. Ann. d. Physik Bd. 33, S. 1216—1226. 1910.

[3]) Waetzmann, E.: Ann. d. Physik Bd. 35, S. 378. 1911.

[4]) Schaefer, Cl. u. E. Juretzka: Ann. d. Physik Bd. 41, S. 581. 1913.

[5]) Zitiert nach E. Budde: Physikal. Zeitschr. Bd. 18, S. 255. 1917.

[6]) Waetzmann, E.: Verhandl. d. dtsch. physikal. Ges. Bd. 16, S. 424. 1914; Physikal. Zeitschr. Bd. 21, S. 122—128. 1920.

[7]) Rayleigh: Philosoph. mag. (6) Bd. 10, S. 364. 1905.

hat zu beweisen versucht, daß eine stehende Schallwelle auf eine vollkommen reflektierende Wand einen einseitigen Druck ausübt, der $= \frac{1}{2}(\gamma + 1)\varepsilon$ ist, worin γ das Verhältnis der spezifischen Wärmen und ε die Energiedichte ist. RAYLEIGH fragt bei seiner Ableitung des Schalldrucks nicht nach der Gesamtkraft, die auf die feste Wand wirkt, sondern nur nach einem etwa vorhandenen konstanten Überdruck, bildet also das zeitliche Mittel aus der Druckschwankung. Infolgedessen müssen bei seiner Berechnung alle periodischen Glieder, nicht nur die P.-T., sondern auch etwaige neu entstehende Töne verschwinden. Zur Erschließung solcher Töne muß natürlich der gesamte zeitliche Verlauf des Druckes betrachtet werden.

Denken wir uns z. B. als Schallquelle eine starre Platte an dem einen Ende eines KUNDTschen Rohres, die Schwingungen von der Form $A \sin 2\pi pt$ ausführt, so wirkt auf eine feste Wand an dem anderen Ende des Rohres neben den periodischen Druckschwankungen von der Periode $\frac{1}{p}$ ein einseitiger Überdruck D, also eine Kraft von der Form $f \sin 2\pi pt + D$, wobei in dem D noch weitere Töne, etwa die O.-T. von p verborgen sein können, die uns aber zunächst nicht interessieren. Führt nun die starre Platte eine schwebende Schwingung, etwa von der Form $A(\sin 2\pi pt + \sin 2\pi qt)$ aus, wobei $p = q + 1$ sei, aus, und mittelt man zur Berechnung von D nicht mehr über eine volle Periode, sondern sukzessive über die Zeiten $\frac{2}{p+q}$, so sieht man: das Zusatzglied D, welches zu der nach der elementaren Theorie (erste Annäherung) allein auf die feste Wand wirkenden Kraft $A(\sin 2\pi pt + \sin 2\pi qt)$ hinzutritt, ist periodisch nach $p - q$, also in einer FOURIERschen Reihe darstellbar, deren konstantes Glied der RAYLEIGHsche Schalldruck, deren erstes periodisches Glied der D.-T. erster Ordnung ist, und deren Glieder mit den Periodenzahlen p und q schon herausgenommen sind. Man sieht also, wenn RAYLEIGHscher Schalldruck auftritt, gleichgültig, wie er zustande kommen mag, dann müssen beim gleichzeitigen Erklingen von zwei P.-T. auch K.-T. entstehen.

Prüft man nun, unter welchen Bedingungen das Glied D von Null verschieden ist, unter welchen Bedingungen also einseitiger konstanter Überdruck (RAYLEIGHscher Schalldruck), K.-T. (und O.-T.) neben den P.-T. p und q entstehen, so findet man, daß das dann der Fall ist, wenn in den hydrodynamischen Gleichungen über die Fortleitung des Schalles die Glieder höheren Grades nicht, wie üblich, vernachlässigt, sondern in der Rechnung mitberücksichtigt werden. *Die K.-T. entstehen hier also auch als Störungseffekte infolge nicht strenger Linearität der Gleichungen für die Schallfortpflanzung, genau analog wie sie bei Helmholtz infolge nicht strenger Linearität der Schwingungsgleichung des von p und q erregten Massenpunktes entstehen.* Es besteht also eine nahe Verwandtschaft zwischen den beiden Theorien. Auf der anderen Seite aber doch ein, wenn man will, „prinzipieller" Unterschied, indem die K.-T. nach HELMHOLTZ erst in dem erregten Massenpunkt entstehen, die nach dem Verf. aber schon in der auftreffenden Luftwelle.

Die skizzierte Theorie ist dann von F. KÜSTNER[1]) exakt formuliert und durchgerechnet worden. Es sei hier nur das Resultat angegeben, welches das erste Störungsglied enthält und verständlich sein wird, auch ohne daß die Bedeutung der einzelnen Konstanten besprochen wird. Der Gesamtdruck an der festen

[1]) KÜSTNER, F.: Untersuchungen über den Schalldruck. Ann. d. Physik Bd. 50, S. 941—954. 1916.

Wand, auf welche die Töne p und q auftreffen, erhält, wenn P_0 der normale Atmosphärendruck ist, die Form:

$$\left.\begin{aligned} P_0 &+ \frac{P_0 C_1 p}{v \sin\left(\frac{2\pi p}{v}\right)} \sin 2\pi p t + \frac{P_0 C_2 q}{v \sin\left(\frac{2\pi q}{v}\right)} \sin 2\pi q t \\ &+ \frac{1}{4} \frac{P_0 C_1^2 p^2}{v^2 \sin^2\left(\frac{2\pi p}{v}\right)} + \frac{1}{4} \frac{P_0 C_2^2 q^2}{v^2 \sin^2\left(\frac{2\pi q}{v}\right)} \\ &- \frac{1}{4} \frac{P_0 C_1^2 p^2}{v^2 \sin^2\left(\frac{2\pi p}{v}\right)} \cos 2\pi \cdot 2pt - \frac{1}{4} \frac{P_0 C_2^2 q^2}{v^2 \sin^2\left(\frac{2\pi q}{v}\right)} \cos 2\pi \cdot 2qt \\ &+ \frac{1}{2} \frac{P_0 C_1 C_2 pq}{v^2 \sin\left(\frac{2\pi p}{v}\right) \sin\left(\frac{2\pi q}{v}\right)} [\cos 2\pi (p-q) t + \cos 2\pi (p+q) t]. \end{aligned}\right\} \quad (9)$$

Die beiden Glieder nach den P.-T. stellen den Rayleighschen Schalldruck dar, die beiden nächsten Glieder die ersten harmonischen O.-T. von p und q und die beiden letzten Glieder die K.-T. erster Ordnung. Zu bemerken ist, daß ihre Intensität propotional den Schwingungszahlen der P.-T. ist, also mit wachsender Höhenlage der P.-T. zunimmt. Im übrigen ist auch die in diesem Abschnitt zitierte Theorie nur imstande, das Auftreten sehr schwacher K.-T. verständlich zu machen, nicht aber das Auftreten der schon mehrfach erwähnten „sehr starken" K.-T.

In experimenteller Beziehung ist auf ältere Arbeiten von E. Mach[1]) und von E. Mach und L. Mach[2]) hinzuweisen. Sie wiesen nach, daß die Fortpflanzungsgeschwindigkeit von Funkenwellen mit wachsender Exkursion zunimmt. „Dies hat z. B. zur Folge, daß die Deformationen in dem Überdeckungsraum zweier Wellen rascher fortschreiten als jene, welche jeder einzelnen Welle angehören, wodurch der Anschein entsteht, als ob die beiden interferierenden Wellen eine neue, selbständige, eine „sekundäre" Welle erzeugen würden."

4. Kombinationsschwingungen außerhalb des Ohres.

a) Kombinationstöne erster Art. Die älteren Versuche, Kombinationsschwingungen außerhalb des Ohres nachzuweisen, benutzten, soweit sie erfolgreich waren, als P.-T.-Quellen die Doppelsirene und das Harmonium. Hier können aber schon in der Tonquelle selbst K.-T. entstehen (K.-T. erster Art). Wenn sich dann an einer Membran [Helmholtz[3])] oder mit Hilfe einer empfindlichen Interferenzmethode an Stimmgabeln [Rücker und Edser[4])] oder an dem Telephon eines Mikrophon-Telephonkreises [Lummer[5])] diese K.-T. außerhalb des Ohres nachweisen lassen, so beweist das nichts für die Helmholtzsche Theorie der K.-T. zweiter Art.

[1]) Mach, E.: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. 77, Abt. II, S. 119. 1878. — Mach u. Gruss: Ebenda Bd. 78, Abt. II, S. 467. 1879.

[2]) Mach, E. u. L. Mach: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien, Bd. 98, Abt. IIa, S. 1333 bis 1336. 1889.

[3]) Helmholtz: Tonempfindungen. 5. Ausg., S. 260.

[4]) Rücker u. Edser: Philosoph. mag. (5) Bd. 39, S. 341. 1895.

[5]) Lummer: Verhandl. d. dtsch. physikal. Ges. 1886, S. 66.

b) Verschiedene Fälle von Kombinationstönen zweiter Art. Eine sehr schöne Versuchsreihe rührt von N. SCHMIDT[1]) her. Er fand, daß eine sog. sensitive Flamme, die von zwei voneinander getrennten P.-T. (z. B. von zwei Stimmgabeltönen) erregt wird, einen kräftigen D.-T. hören läßt, der dann auch in einem passend abgestimmten Resonator verstärkt wird. Unabhängig von SCHMIDT beobachteten BARRETT und BELAS[2]) das gleiche Phänomen. Bemerkenswert sind die Intensitätsverhältnisse der Flammentöne; der D.-T. ist vielfach sehr viel lauter zu hören als die P.-T. Der Mechanismus der empfindlichen und tönenden Flammen ist ja immer noch nicht restlos geklärt. So viel darf man aber mit Sicherheit sagen, daß die Verhältnisse ganz besonders günstig für die Ausbildung unsymmetrischer Vorgänge liegen. Auch scheint mir sehr wahrscheinlich, daß bei hohen P.-T. der Schalldruck eine wesentliche Rolle spielt.

Erwähnt seien auch Versuche von BELAS[3]), der das Aussehen von Wasserstrahlen untersucht, wenn Töne auf sie einwirken. Er fand, daß die Abstände der Tropfen, in die sich ein Strahl auflöst, umgekehrt proportional der Schwingungszahl des einwirkenden Tones sind. Nachdem das festgestellt war, konnte konstatiert werden, daß, wenn gleichzeitig zwei Töne auf den Wasserstrahl einwirken, Tropfen in Abständen, die einem D.-T. entsprechen, aufeinanderfolgen.

Vom Verf.[4]) wurde gezeigt, daß der Flammenbogen einer singenden Bogenlampe objektive K.-T. gibt. Auch hier dürfen zwanglos unsymmetrische Verhältnisse angenommen werden.

J. WITTMANN[5]) benutzte eine von FORCHHAMMER und SAMOJLOFF[6]) angegebene Methode zur Analyse von Zusammenklängen. Eine Membrankapsel, welcher die Töne zugeleitet werden, steht durch Schlauchleitung mit einer Gasflamme in Verbindung, die eine rotierende Scheibe beleuchtet. Auf die Scheibe sind konzentrische Ringe gezeichnet, deren jeder in abwechselnd schwarze und weiße Felder eingeteilt ist. Die Zahl der Felder variiert von Ring zu Ring. Jeder Ring, dessen Frequenz der schwarz-weißen Felder pro Sekunde mit der Schwingungszahl eines Partialtones des auffallenden Klanges übereinstimmt, erscheint durch stroboskopischen Effekt stillstehend, während der übrige Teil der Scheibe gleichmäßig grau erscheint. Schon SAMOJLOFF macht darauf aufmerksam, daß diese Scheibe insofern ein unsicherer Analysator ist, als sie auch auf Schwebungen (nicht nur sinusförmige Komponenten) reagiert. Auch sonst sind bei den WITTMANNschen Beobachtungen noch so zahlreiche Fragen ungeklärt, wie er auch selbst hervorhebt, daß es mir noch nicht möglich scheint, aus ihnen sichere Schlüsse über das Zustandekommen der K.-T. zu ziehen.

Vom Verf.[7]) wurde die Öffnung eines Luftresonators mit einer Lamelle aus Glycerinseifenlösung überzogen, und die Lamelle wurde der Einwirkung zweier P.-T. p und q ausgesetzt. Wird dann neben p und q leise noch ein dritter Ton $p - q \pm \delta$ angegeben, wo δ eine kleine Zahl ist, so zeigt die im reflektierten Licht, evtl. unter dem Mikroskop beobachtete Lamelle die jetzt auftretenden δ-Schwebungen an, indem sie im Takte derselben auf und nieder zuckt. Das ist nur möglich, wenn in der resultierenden Schwingung der Lamelle $p - q$ als Komponente enthalten ist. Es sei darauf hingewiesen, daß der Lamelle bei ungefähr horizontaler Anordnung, wenn sich zudem noch ein anhaftender Flüssigkeitstropfen gebildet hat, der sie trichterförmig nach innen zieht, eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Trommelfell nicht abgesprochen werden kann.

Vom Verf.[8]) rührt auch folgende Beobachtung her: Drückt man die Stiele zweier tönenden Stimmgabeln, z. B. 750 und 450, fest aneinander, so wird der

[1]) SCHMIDT, N.: Dissert. München 1902.
[2]) BELAS u. BARRETT: Sc. proc. roy. Dublin soc., N. S., June 1905.
[3]) BELAS: Sc. proc. roy. Dublin soc., N. S., May 1904.
[4]) WAETZMANN, E.: Physikal. Zeitschr. Bd. 8, S. 346. 1907.
[5]) WITTMANN, J.: Arch. f. d. ges. Psychol. Bd. 34, S. 277. 1915.
[6]) SAMOJLOFF: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 36, S. 440. 1904.
[7]) WAETZMANN, E.: Ann. d. Physik Bd. 20, S. 837. 1906.
[8]) WAETZMANN, E.: Ann. d. Physik Bd. 20, S. 837. 1906.

D.-T. 300 sofort stärker gehört. Setzt man die Stimmgabeln mit zusammengehaltenen Stielen auf einen auf 300 abgestimmten Holzkasten auf, so tönt dieser kräftig mit, und der D.-T. wird jetzt auch in einem an das Ohr gehaltenen passend abgestimmten Resonator verstärkt. An Stelle des passend abgestimmten Holzkastens genügt vielfach auch ein gewöhnliches Brett. Man könnte bei diesen Beobachtungen freilich noch an eine Art von Klirrtönen denken. Der Versuch gelingt oft aber auch dann noch, wenn die Stimmgabeln nebeneinander (ohne sich zu berühren) auf ein Holzbrett aufgesetzt werden. Ph. Broemser[1]) hat ein neues Moment in die Betrachtung derartiger Vorgänge eingeführt. Er legt besonderen Wert auf die Tatsache, daß eine transversale Sinusschwingung Longitudinalschwingungen von der doppelten Periodenzahl auslösen kann. Entsprechend erzeugt dann eine Transversalschwingung, die aus zwei sinusförmigen Primärschwingungen zusammengesetzt ist, longitudinale Schwingungen von den Perioden der D.-T. So sollen an der schmalen Kante eines langen, dünnen Brettes, auf welchem zwei schwingende Stimmgabeln montiert sind, ihre O.-T. und D.-T. stark hervortreten.

c) Kombinationstöne im Mikrophon-Telephonkreis. Karl L. Schaefer[2]) hat gefunden, daß ein lautsprechendes Telephon, welches mit einem Mikrophon in Reihe geschaltet ist, kräftige objektive K.-T. gibt, wenn dem Mikrophon gleichzeitig zwei passende P.-T. (auch von getrennten Tonquellen, z. B. von zwei Stimmgabeln) zugeleitet werden. Man glaubte zunächst, daß die K.-T. vorwiegend in der Telephonmembran entstehen, zumal diese infolge der einseitigen Beeinflussung durch den permanenten Magneten geradezu prädestiniert schien, Schwingungen gemäß dem Helmholtzschen (unsymmetrischen) Kraftansatz auszuführen. Somit glaubte man, in den Karl Schaeferschen Beobachtungen eine besonders schöne Bestätigung der Helmholtzschen Theorie sehen zu dürfen. Verf.[3]) hat dann aber gezeigt, daß das irrig ist, indem er, stutzig gemacht durch die große Stärke der D.-T., systematisch durchprüfte, an welchen Stellen des Kreises sie zustande kommen. Hierbei stellte sich heraus, daß weder die Telephonmembran noch auch die Mikrophonmembran die Entstehungsorte sind, sondern daß das Auftreten der K.-T. auf ein eigentümliches Verhalten des mittleren Widerstandes des Mikrophons zurückzuführen ist. Es zeigte sich nämlich, daß der mittlere Widerstand W_1 des Mikrophons während der Schwingungen ein anderer ist als sein Ruhewiderstand W, und zwar ist im allgemeinen $W_1 > W$. Wird die Membran des Mikrophons in sinusförmige Schwingungen versetzt, so schwankt sein Widerstand also nicht nach dem Schema $W + a \sin 2\,pt$, sondern er erhält die Form $W_1 + a \sin 2\pi\, pt$, wo $W_1 > W$ ist, und zwar nimmt der Betrag von $W_1 - W$ mit wachsender Stärke und Höhe des erregenden Tones stark zu und kann gelegentlich enorme Werte erreichen. Auch ändert sich $W_1 - W$ stark mit der zufälligen Konstellation innerhalb des Mikrophons. Werden dem Mikrophon zwei Töne zugeleitet, deren Resultierende ausgeprägte Amplitudenschwankungen zeigt, so ist $W_1 - W$ nicht mehr konstant, sondern in den Zeiten, in denen die Schwingungen der Mikrophonmembran kleine Amplituden haben, kleiner als wenn die Membranschwingungen stark sind. $W_1 - W$ ändert sich also periodisch. Ist z. B. $p - q = 1$, so ist auch die Periodenzahl von $W_1 - W$ gleich eins, und es tritt zu den P.-T. in der Telephonmembran der D_1 hinzu, der natürlich um so stärker ist, je größer der Unterschied von $W_1 - W$ im Maxi-

[1]) Broemser, Ph.: Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol.. München, 31. Jan. 1919. S. 67—68. 1920.

[2]) Schaefer, Karl L.: Ann. d. Physik Bd. 17, S. 572. 1905.

[3]) Waetzmann, E.: Die Entstehungsweise von K.-T. im Mikrophon-Telephonkreis. Ann. d. Physik Bd. 42, S. 729—744. 1913.

mum und im Minimum ist. Während der Schwingungsminima besitzt das Mikrophon fast seinen Ruhewiderstand, es fließt ein starker Strom, die Telephonmembran wird in diesen Zeitmomenten besonders stark beeinflußt. Man sieht sofort, daß das Ganze auf eine Art Gleichrichterwirkung hinauskommt und daß die D.-T. nur bei kleinen Intervallen und nicht zu großen Intensitätsunterschieden der P.-T. (stark ausgeprägte Schwebungen in der auf das Mikrophon auftreffenden Resultierenden) kräftig werden können. In Abb. 129 ist Kurve *a* die photographische Wiedergabe der Schwingungen, welche die Mikrophonmembran

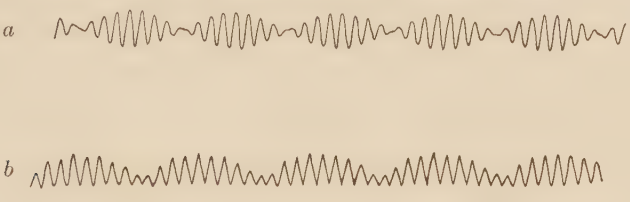


Abb. 129. Schwingungen im Mikrophon-Telephonkreis.

unter gleichzeitiger Einwirkung der Töne $p = 700$ und $q = 630$ ausführt und Kurve *b* die zugehörige Schwingung der Telephonmembran. Man sieht vorzüglich die Gleichrichterwirkung und erkennt in *b* ohne weitere Analyse das Vorhandensein der Sinuskomponente $p - q = 70$. Abb. 130 demonstriert, wie stark der D.-T. unter günstigen Bedingungen werden kann. Die starke Grundschwingung stellt den D.-T. erster Ordnung dar, die kaum erkennbaren kleinen Zacken die P.-T.

Abb. 130. Differenzton im Mikrophon-Telephonkreis.

Eine exakte Berechnung der Amplituden der im Mikrophon-Telephonkreise entstehenden K.-T. ist nicht möglich, weil die Funktion zur Darstellung von $W_1 - W$ nicht genau bekannt ist. Bedenkt man, wie komplizierter Art die Widerstandsänderungen im Mikrophon sind und wie sehr sie von zufälligen Konstellationen der vielen Kontakte abhängig sein müssen, so sieht man, daß es kaum möglich ist, zuverlässige experimentelle Unterlagen für die Aufstellung dieser Funktion zu gewinnen. Mir scheint aber, daß gerade das Wesentliche auch ohne jede Rechnung klar ist.

In Abderhaldens Handbuch[1]) wird zwar eine Berechnung durchgeführt, die aber in doppelter Beziehung irrig ist und an dieser Stelle nur besprochen werden muß, weil sie das Problem völlig verwirrt. Zunächst wird zwar im Anschluß an die Versuche des Verfassers richtig angegeben, daß die Grundlage zum Verständnis des Auftretens der K.-T. in der Verschiedenheit von W_1 und W liegt. Diese Verschiedenheit tritt dann in der Rechnung aber gar nicht auf. *Es wird vielmehr etwas ganz anderes berechnet, als das, was zur Diskussion steht.* Es können nämlich im Mikrophon-Telephonkreis K.-T. und O.-T. der P.-T. noch auf eine ganz andere als die oben besprochene Weise zustande kommen. Beim Auftreffen eines bzw. zweier P.-T. auf das Mikrophon erhalten die Stromschwankungen, wenn wir jetzt von dem Unterschied zwischen W_1 und W ganz absehen, die Form $\frac{E}{W + a \sin 2\pi\, p\, t}$ bzw. $\frac{E}{W + a \sin 2\pi\, p\, t + b \sin 2\pi\, q\, t}$, wobei E die konstante Spannung in dem Kreise ist. Die Entwicklung dieser Ausdrücke gibt bei einem P.-T. noch dessen O.-T. und bei zwei P.-T. auch noch K.-T. *Diese neu entstehenden Töne sind aber von höherer Ordnung als die P.-T.* und können infolgedessen niemals auch nur annähernd die Stärke der hier zur Diskussion

[1]) Budde, E.: Gehörsempfindung, S. 77ff.

stehenden Zusatztöne erhalten. Verf. hat in einer anderen Arbeit[1]) O.-T., wie sie aus der Form $\frac{E}{W + a \sin 2\pi\, pt}$ der Stromschwankungen folgen, theoretisch und experimentell untersucht. Dieser Effekt wird nun in Abderhaldens Handbuch neu berechnet, aber auch noch mit einem prinzipiellen Irrtum, indem die in Wirklichkeit konstante Spannung in der Form $F \sin 2\pi\, pt + G \sin 2\pi\, qt$ angesetzt wird und nachher Glieder höheren Grades vernachlässigt werden. Bei einer Vernachlässigung der Glieder höheren Grades würden aber — wenn man richtig rechnet — weder O.-T. noch K.-T. resultieren.

Eigenartigerweise finden sich an den im Mikrophon-Telephonkreis entstehenden K.-T. in den wesentlichen Punkten die gleichen Gesetzmäßigkeiten (Vorherrschen des D_1, große Intensität nur bei angenährter Gleichheit der Intensität der P.-T. und bei kleinem Intervall derselben, starke Zunahme der Intensität der D.-T. mit wachsender Höhenlage der P.-T.) wie an den „subjektiven", im Ohre des Beobachters entstehenden K.-T. Das deutet darauf hin, daß auch die

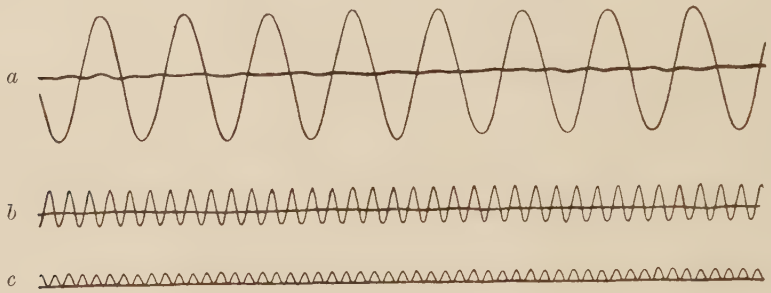


Abb. 131. Schwingungen einer Gummimembran.

allgemeine Erkenntnis der K.-T. zweiter Art durch das Studium der Mikrophon-Telephontöne eine Förderung erfahren kann. Wir kommen hierauf zurück.

d) Kombinationstöne zweiter Art an einseitig belasteten Gummihäuten (unsymmetrischen Membranen). Nachdem man vielfach vergeblich versucht hatte, Membranen zu finden, in deren Schwingungen bei Erregung durch zwei P.-T. von getrennten Tonquellen her den K.-T. entsprechende sinusförmige Komponenten nachzuweisen sind, gelang es dem Verf.[2]) mit sehr empfindlichen Gummihäuten, die (durch angeklebte Wachskügelchen u. dgl.) einseitig stark belastet wurden. Die Schwingungen dieser Membranen wurden mittels der üblichen Anordnungen (Spiegelchen und Lichtzeiger, Film auf rotierender Trommel) photographisch registriert, und damit wurden zum erstenmal Schwingungskurven gewonnen, durch deren Analyse sich die quantitativen Verhältnisse zwischen P.-T., K.-T. zweiter Art und O.-T. nachprüfen lassen. Da diese Untersuchungen an unsymmetrischen Membranen für die gesamte Theorie der K.-T. von grundlegender Wichtigkeit sind, wäre es sehr erwünscht, daß sie auch von anderer Seite aufgenommen und weitergeführt würden[3]).

Die senkrecht angeordnete (bei horizontaler Anordnung sind die erzielten Effekte minimal), an einer Stelle stark belastete Membran (dem Trommelfell + Gehörknöchelchen vergleichbar) ist ein so kompliziertes Gebilde, daß sich ihre

[1]) Waetzmann, E.: Physikal. Zeitschr. Bd. 15, S. 638. 1914.

[2]) Waetzmann, E.: Über erzwungene Schwingungen bei gestörter Superposition. Ann. d. Physik Bd. 62, S. 371—388. 1920.

[3]) Bei E. Budde (Gehörsempfindung) heißt es (S. 101): „Weitere Versuche (es ist vorher von den auf S. 27 zitierten Versuchen des Verf. die Rede) über die Schwingungen elastischer, künstlich asymmetrisch gemachter Membranen außerhalb des Ohres fehlen noch und wären sehr erwünscht."

Schwingungen theoretisch nur sehr schwer werden fassen lassen. Wir müssen uns deshalb auf die Beschreibung der experimentell gefundenen Phänomene und eine ganz rohe Deutung ihres Zustandekommens beschränken. Die Membran werde zunächst durch einen einzigen P.-T. erregt. Solange dieser unterhalb oder in der Nähe des Grundtones der Membran lag, erfolgten die Schwingungen im allgemeinen symmetrisch zur Ruhelage. Merkliche Unsymmetrien treten erst bei höheren P.-T. auf. Beispielsweise stellen in Abb. 131 die Kurven *a*, *b*, *c* der Reihe nach die Schwingungen (+ Nullinie) einer Membran mit dem Grundton von ca. 170 Schwingungen dar, wenn diese durch einen P.-T. von 200 bzw. 500 bzw. 700 erregt wurde. Also (vielfach) eine *starke Zunahme der Einseitigkeit mit wachsender Höhe der P.-T.* Ferner ergab sich bei konstant gehaltener P.-T.-Höhe ein *starker Anstieg der Einseitigkeit mit wachsender Stärke der P.-T.* Zur

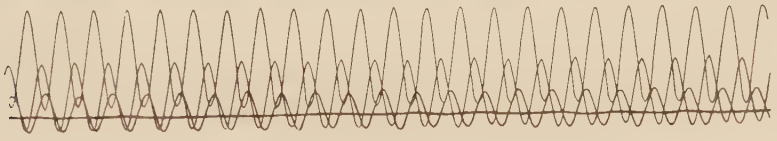


Abb. 132. Schwingungen einer Gummimembran.

Veranschaulichung diene Abb. 132, bei welcher die gleiche Membran (Grundton ca. 330) durch den Ton 480 nacheinander in drei verschiedenen Stärkegraden erregt und photographiert wurde. Außerdem ist wieder die Nullinie (Ruhelage) mitphotographiert. Man sieht den enormen Unterschied in der Größe der Einseitigkeit je nach der Stärke des erregenden Tones.

Nach der Helmholtzschen und den ihr verwandten Theorien führen die gleichen Ursachen, welche das Auftreten von K.-T. bewirken, auch zur Entstehung der harmonischen O.-T. der P.-T. Abb. 133 zeigt neben dem Grundton ($p = 250$) auch das Vorhandensein seiner höheren Oktave ($2\,p = 500$)

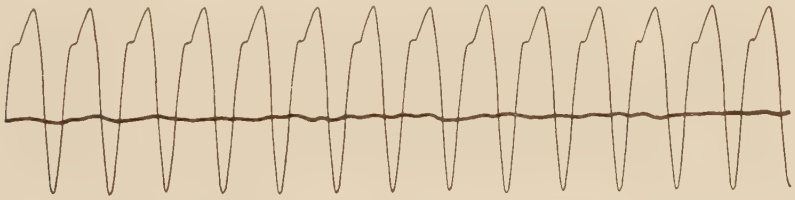


Abb. 133. Obertöne an einer Gummimembran.

an (Grundton der Membran ca. 400). Die Analyse ergibt das Amplitudenverhältnis von p und $2\,p$ zu ca. 2,9 : 1. Allerdings wurde die Frage der Entstehung von O.-T. noch nicht gründlich verfolgt. So ist es nicht ganz ausgeschlossen, daß schon die P.-T. mit O.-T. behaftet waren; auf der anderen Seite wurden aber gewisse Beobachtungen angestellt, die es doch schon sehr wahrscheinlich machen, daß O.-T. auch sekundär (in der Membran) entstanden. Das Problem der O.-T. ist bisher überhaupt sehr stiefmütterlich behandelt worden, was in erster Linie daran liegen dürfte, daß sie ungleich viel schwerer als etwaige K.-T. herauszuhören sind und daß die saubere Aufklärung ihrer objektiven Entstehungsart besonders schwierig ist. Erinnert sei hier an die Arbeit von F. Lindig[1]).

Wie kann man sich die Tatsache, daß die Einseitigkeit erst bei höheren P.-T. große Werte annimmt und daß sie mit wachsender Stärke der P.-T. stark wächst, einigermaßen

[1]) Lindig, F.: Ann. d. Physik Bd. 11. S. 31—53. 1903.

verständlich machen? Wir betrachten die belastete Membran in erster Annäherung als Pendel, dessen Körper die Belastungsmasse und dessen Länge gleich dem Abstand dieser Masse von dem senkrecht über ihr liegenden Drehpunkt ist. Solange die Membran als Ganzes schwingt, also für relativ tiefe P.-T., liegt der Drehpunkt in dem festen Rand der Membran; die Schwingungen müssen, in Übereinstimmung mit der Beobachtung, symmetrisch zur Ruhelage erfolgen. Bildet sich nun für einen höheren P.-T. z. B. ein zweiter Knotenkreis aus, innerhalb dessen sich der Belastungskörper befindet, so wird der Drehpunkt allmählich in diesen Knotenkreis hineinrutschen. Das wird aber erst dann ganz geschehen, wenn durch große Elongationen und die hierdurch geweckten großen elastischen Kräfte das ganze Gebilde eine gewisse Steifigkeit erhalten hat und die Knotenlinien entsprechend fixiert sind. Für kleinere Amplituden wird der wahre Drehpunkt noch näher am Rande liegen. Demgemäß würde also einer Vergrößerung der Amplitude wieder eine Verkleinerung der Pendellänge entsprechen. Verkürzung der Pendellänge bedeutet aber in jedem Falle eine einseitige Verschiebung gegenüber der Ruhelage, denn da der Pendelkörper einseitig sitzt, muß gegenüber der unbelasteten Membran eine Drehung stattfinden, bis das Pendel sich wieder in der Gleichgewichtslage befindet, und der Drehwinkel ist um so größer, je kleiner die Pendellänge ist.

Jedenfalls haben wir bei genügend hohen P.-T. mit einer Unsymmetrie der Schwingungen zu rechnen, die um so größer ist, je größer die Schwingungsamplitude ist. Fällt also eine schwebende Schwingung auf die Membran auf, so müssen die Membranschwingungen in dem Sinne verzerrt werden, daß die Mittellinie im Maximum eine andere ist als im Minimum. Abb. 134 (vgl. auch Abb. 129b) zeigt, wie dieses Schwanken der Mittellinie wieder zu einer Art Gleichrichterwirkung und damit zur Entstehung eines D_1 führt. Es ist jetzt ohne weiteres

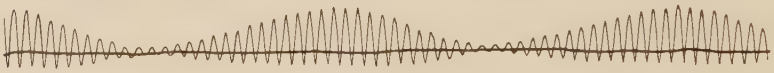


Abb. 134. Differenzton an einer Gummimembran.

klar, daß starke Schwankungen der Mittellinie und damit starke K.-T. nur auftreten können, wenn Schwingungen mit stark ausgeprägten Amplitudenschwankungen auftreffen. Liegt dann noch $p - q$ in der Nähe des Grundtons der Membran, so kann seine Amplitude wieder gleich einem Vielfachen der Amplituden der P.-T. werden. Abb. 135 gibt ein Beispiel hierfür. Der Grundton der Gummihaut lag hier bei etwa 100, die P.-T. waren $p = 700$ und $q = 600$. Die starke

Abb. 135. Differenzton an einer Gummimembran.

Grundschwingung entspricht dem D_1, die kleinen Zacken den P.-T. Die genaue Analyse ergibt für die Amplituden von p, q und $p - q$ ein Verhältnis von 0,5 : 1,4 : 13,0.

Den gleichen Effekt hat schon Pipping[1]) an dem Hensenschen Sprachzeichner gefunden, wenn auch nur in kleinem Maßstabe. Durch eine sehr mühsame und sorgfältige Ausmessung der Elongationen zahlreicher mit diesem Apparat aufgenommenen Sprachkurven hat er festgestellt, daß die trichterförmige Membran des Sprachzeichners „zu jeder Vibration mit wechselnder Elongation eine Schwingung addiert, deren Extreme sich an denjenigen Punkten befinden, wo die primäre Schwingung die größte bzw. die geringste Elongation zeigt. Und Pipping fährt fort: „Wer mit der Literatur über sekundäre Klangerscheinungen einigermaßen vertraut ist, wird sofort einsehen, daß sich dabei Perspektiven eröffnen, welche wohl als neu bezeichnet werden müssen, obgleich Helmholtz gelehrt hat, daß die Unsymmetrie der schalleitenden Organe die Luftschwingungen deformieren muß . . .“

[1]) Pipping, H.: Acta societatis scientiarum Fennicae Bd. 42, Nr. 3. 1913.

Eine quantitative Analyse oder eine Nutzbarmachung seiner Resultate über den von ihm besprochenen Spezialfall hinaus hat Pipping aber nicht versucht. Jedoch scheint mir, daß die Versuche des Verf.s Pippings Voraussage bestätigt haben.

Alles in allem zeigt sich nach den bisherigen Beobachtungen eine weitgehende Parallelität zwischen den an unseren unsymmetrischen Membranen entstehenden K.-T. und den „subjektiven" K.-T. Alle die Hörphänomene, die als Störungseffekte höherer Ordnung nicht zu begreifen sind und quantitativ sich aus der Helmholtzschen oder einer der ihr verwandten Theorien nicht herleiten lassen, haben wir jetzt objektiv an Membranschwingungen außerhalb des Ohres wiedergefunden. Und Vorgänge, die wiederum zu ganz analogen Resultaten in bezug auf die Entstehung von K.-T. führen, hatten wir auch schon im Mikrophon-Telephonkreis gefunden. Wir wollen nun versuchen, aus dem besprochenen Material einen Leitgedanken zum Verständnis dieser Tatsachen herauszuschälen. Da in der vorhergehenden Darstellung schon immer versucht worden ist, das Gemeinsame in allen Vorgängen in den Vordergrund zu stellen, können wir uns ganz kurz fassen.

5. Grundlegung einer verbesserten Theorie[1]).

Vorerst sei betont: Überall da, wo die Voraussetzungen der Helmholtzschen Theorie und der ihr verwandten Theorien physikalisch gegeben sind, *müssen* K.-T. und O.-T. gemäß diesen Theorien entstehen. Man wird auch nicht fehlgehen, wenn man annimmt, daß diese Voraussetzungen recht oft gegeben sind. Die auf diese Weise entstehenden K.-T. sind aber — als bloße Störungseffekte höherer Ordnung bei der Superposition der P.-T. — im allgemeinen so schwach, daß sie nur sehr schwer nachzuweisen sind. Daher die vielen vergeblichen Versuche (von Helmholtz angefangen) auch nur die Existenz der K.-T. zweiter Art außerhalb des Ohres experimentell zu beweisen.

Neben diesen schwachen K.-T. werden unter geeigneten Bedingungen auch K.-T., namentlich D.-T. erster Ordnung, beobachtet, deren Amplituden sicherlich ein Vielfaches der Amplituden der P.-T. sind. Diese „geeigneten" Bedingungen sind in der Hauptsache große Höhenlage, kleines Intervall und angenähert gleiche Intensitäten der P.-T. Man hört dann D.-T. von einer derartigen Stärke, daß daneben die P.-T. nur schwer zu erkennen sind, und man kann sie in ähnlicher Stärke auch objektivieren, beispielsweise an einseitig belasteten Gummihäuten. Zur Herleitung dieser „sehr starken" D.-T. versagt die Helmholtzsche Theorie, jedenfalls in ihrer jetzigen primitiven Form, wo sie sich auf die Betrachtung von (unsymmetrischen) Störungseffekten an einem einfachen Massenpunkt beschränkt. Gerade die bei Helmholtz nur nebensächlich auftretende Unsymmetrie muß — wie für die O.-T. schon Lindig hervorgehoben hat — auch für die Erklärung des Zustandekommens der „sehr starken" D.-T. in den Vordergrund gestellt werden. Dabei muß aber unbedingt berücksichtigt werden, daß die Unsymmetrie der Schwingungen sehr verschiedene Ursachen haben kann, die sich kaum durch einen allgemeinen Ansatz werden fassen lassen. Vielmehr wird es vielleicht notwendig sein, wie wir es qualitativ schon durchgeführt haben, für die verschiedenen Versuchsanordnungen auch verschiedene Ansätze zu wählen. Das Gemeinsame muß sein, daß die Unsymmetrie bei verschieden starken Schwingungsamplituden einen sehr verschiedenen Betrag besitzt und für hohe P.-T. besonders groß ist. Nur dann können „sehr starke"

[1]) Waetzmann, E.: Verzerrung von Schwingungen infolge unsymmetrischer Verhältnisse. Zeitschr. f. Physik Bd. 1, S. 271—282. 1920. — Waetzmann, E.: Versuch einer Versöhnung der Helmholtzschen Theorie der Kombinationstöne und der R. Königschen Theorie der Stoßtöne. Ebenda Bd. 1, S. 416—425. 1920.

D.-T. bei großer Höhenlage, kleinem Intervall und annähernd gleichen Intensitäten der P.-T. zustande kommen, wie wir das im einzelnen an den Mikrophon-Telephontönen und an den K.-T. in den einseitig belasteten Gummihäuten verfolgt haben. Eine andere Art von Unsymmetrie, die sehr starke D.-T. ergeben muß, könnte durch die Art der Koppelung zwischen den einzelnen Teilen eines die zwei P.-T. fortleitenden Systems hervorgerufen werden; wenn die Koppelung nämlich derart ist, daß nur die in einer Richtung erfolgenden Schwingungen weitergeleitet werden (Hammer-Amboßgelenk der Gehörknöchelchen?), die in entgegengesetzter Richtung erfolgenden aber nicht[1]). Dieser Fall nähert sich dem der Gleichrichter, wie sie für elektromagnetische Schwingungen benutzt werden.

Der R. Königsche Grundgedanke, daß zwischen den Schwebungen und den D.-T. erster Ordnung ein innerer Zusammenhang da sein muß[2]*), würde also wieder zu Ehren kommen, wenn auch in ganz anderer Ausgestaltung als bei* König. *Daneben spielt der Helmholtzsche Gedanke der Unsymmertrie eine ausschlaggebende Rolle, wenn auch vielfach in anderer Form und in ganz anderem Ausmaße als bei* Helmholtz. Beide Gedanken zusammen genommen, haben uns das Verständnis der beobachteten Phänomene ermöglicht.

C. Variationstöne.

1. Grundlegende Beobachtungen und allgemeine Theorie.

Wird die Amplitude einer sinusförmigen Schwingung (p) periodischen Schwankungen unterworfen, so hört man bei passender Wahl namentlich der Zahl (u) der Schwankungen nicht einen einfachen Ton von schwankender Intensität, sondern man hört neben dem ursprünglichen „primären" Ton mehr oder weniger deutlich noch eine Reihe „sekundärer" Töne, die sog. Variationstöne (V.-T.) erster und höherer Ordnung, deren Schwingungszahlen für den Fall $p > u$ durch $p \pm a\,u$ und für den Fall $p < u$ durch $a\,u \pm p$ dargestellt werden, wo $a = 1, 2, \ldots$ ist. Ist der Ton p von seinen harmonischen O.-T. begleitet, so entstehen noch weitere V.-T., allgemein: $\pm a\,p \mp b\,u$, wo auch $b = 1, 2 \ldots$ ist. Es kommt vor, daß der primäre Ton ganz verschwindet und statt seiner nur sekundäre Töne auftreten. Auch findet sich unter den V.-T. oftmals ein Ton, dessen Schwingungszahl gleich u ist, der Unterbrechungston (U.-T.) oder Intermittenzton. Namentlich R. König[3]) und L. Hermann[4]) haben hieraus geschlossen[5]), daß „das Ohr periodische Unterbrechungen eines Tones, wenn dieselben eine genügende Frequenz haben, als besonderen, und zwar in der Stärke überwiegenden Ton wahrnimmt". Diese Schlußfolgerung, die mit dem Ohmschen Gesetz und der Resonanztheorie des Hörens unvereinbar ist, darf als im wesentlichen *widerlegt* angesehen werden, wenn auch noch hinsichtlich gewisser Intensitätsfragen eine weitere Klärung erwünscht ist.

Die Grundlage zum Verständnis der genannten Beobachtungen ist die, daß ein „Ton" in dem Augenblick aufhört, ein einfacher Ton zu sein, in welchem die Amplitude (oder auch die Phase, siehe weiter unten) periodischen Schwankungen unterworfen wird. Die „Amplitude" ist jetzt keine Konstante mehr,

[1]) Über die bei der Fortleitung einer Schwingung vom Außenraum in das Innenohr möglicherweise entstehenden „Deformationen" vgl. die Bemerkungen bei Auerbach: Akustik, S. 641 in Winkelmanns Handb. d. Physik.

[2]) Es ist beachtenswert, daß König das Zustandekommen von K.-T. gemäß dem Helmholtzschen Ansatz nicht bestritten hat, daß er nur *daneben* auch Stoßtöne annahm.

[3]) König, R.: Poggend. Ann. d. Physik Bd. 157, S. 177—237. 1876.

[4]) Hermann, L.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 47, S. 347—391. 1890.

[5]) Hermann, L.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 47, S. 383. 1890.

sondern selbst eine periodische Funktion der Zeit, wie die Elongation des einfachen Tones. Um festzustellen, welche Töne der so abgeänderte Schwingungsvorgang repräsentiert, muß das *Produkt* der beiden periodischen Funktionen in eine *Summe* von Sinusfunktionen umgewandelt werden. Wird die Summe der Töne, die man hört, tatsächlich (auch bezüglich der Intensität) durch diese Summen von Sinusschwingungen (und evtl. noch Kombinationsschwingungen zwischen ihnen) dargestellt, so sind damit die V.-T. dem Ohmschen Gesetz untergeordnet.

Allgemein würde man die „schwankende Amplitude" des „Tones" p ansetzen in der Form:

$$A_0 + \sum_{k=1}^{\infty} A_k \sin(k 2\pi u t + \varphi_k) \tag{1}$$

und man erhält dann durch Ausmultiplizieren mit $\sin 2\pi p t$ für die Elongation des Schwingungsvorganges den Ausdruck:

$$\left.\begin{aligned} y = A_0 \sin 2\pi p t + \frac{A_1}{2}\cos[2\pi(p-u)t - \varphi_1] + \frac{A_1}{2}\cos[2\pi(p+u)t + \varphi_1] \\ + \frac{A_2}{2}\cos[2\pi(p-2u)t - \varphi_2] + \frac{A_2}{2}\cos[2\pi(p+2u)t + \varphi_2] + \cdots \end{aligned}\right\} \tag{2}$$

Ist $p = n\,u$, wo n eine ganze Zahl ist, so befindet sich unter diesen (*objektiven*) Tönen stets ein „U.-T." $p - (n-1)\,u = u$, der also durch einen passend abgestimmten Resonator verstärkt werden muß. Außerdem kann — unabhängig vom Verhältnis $p : u$ — stets ein (*subjektiver*) „U.-T." als Differenzton zwischen den verschiedensten Teiltönen von (2) entstehen.

Zur theoretischen Herleitung der V.-T. kann man oftmals noch einen anderen Weg einschlagen, der im Grunde genommen vorzuziehen, zuweilen sogar der einzig gangbare ist. Statt daß man von dem als ursprünglich gegeben angesehenen Ton ausgeht und nun seine Amplitude als periodische Funktion der Zeit darstellt, kann man von dem durch die Amplitudenschwankungen bereits abgeänderten Schwingungsvorgang ausgehen, dessen Periode aufsuchen und mit ihr als Grundperiode die Fourriersche Zerlegung des Gesamtvorganges in eine Summe von Sinusfunktionen ausführen. Man sieht dann z. B. sofort, daß für $p = n\,u$, da u die Grundperiodenzahl ist, u mit seinen harmonischen O.-T. auftritt und für $u = n\,p$ der Ton p mit seinen harmonischen Obertönen. Vielfach sind V.-T. mit rotierenden Sirenenscheiben hergestellt worden, indem einige von den Löchern in periodischer Weise verstopft oder wenigstens in ihrer Größe geändert werden, und entsprechend mit Zahnrädern. Hierbei ist dann die Darstellung des Gesamtvorganges in einer Fourierschen Reihe selbstverständlich, und diese Darstellung befreit am besten von dem Vorurteile, als wären die V.-T. und speziell die U.-T. mit dem Ohmschen Gesetz nicht vereinbar.

Von L. Hermann[1]) ist auch die Existenz eines besonderen „Phasenwechseltones" (Ph.-T.) behauptet worden. Das Gehör solle die Fähigkeit haben, periodisch wiederkehrende Phasenwechsel eines Tones (wenn sie schnell genug erfolgen) als solche zu einer Tonempfindung zu gestalten. An einer Zahnradsirene, die bei gleichmäßiger Anordnung 180 Zähne enthalten würde, waren die Zähne so angeordnet, daß immer je 7 (24mal) durch eine Lücke von doppelter Breite voneinander getrennt waren. Hermann faßt den Vorgang beim Anblasen so auf, daß der Ton 180 bei jeder von den 24 Unterbrechungen seine Phase umkehrt, und daß infolgedessen neben 180 der Ph.-T. 24 (nur subjektiv)

[1]) Hermann, L.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 56, S. 467—499. 1894; Bd. 146, S. 249—294. 1912.

gehört werden müsse. Nach Ohm-Helmholtz ist dagegen 24 (objektiv, als Grundton des Gesamtklanges) mit harmonischen O.-T. zu erwarten. 180 befindet sich nicht darunter. Tatsächlich ist von anderen Beobachtern[1]) festgestellt worden, daß man diese und nur diese Töne (24 + harmonische O.-T.) hört und auch durch Resonatoren verstärken kann. Besonders kräftig wurden an einem Rade nach dem Muster Hermanns (wie zu erwarten) der 7. und der 8. Teilton, 168 und 192, gehört.

Für die theoretische Herleitung hat F. A. Schulze[2]) folgenden allgemeinen Ansatz gemacht: Der Ton $A\cos(2\pi pt + \varphi_1)$ bestehe t_1 Sekunden lang, dann nehmen Amplitude und Phase plötzlich die Werte B und φ_2 an, und der Ton bestehe in dieser Form t_2 Sekunden lang, dann wieder t_1 Sekunden lang in der ersten Form usf. Es ist $t_1 + t_2 = \tau = \frac{1}{u}$ und die Zahl der Phasenwechsel pro Sekunde $w = 2u$. Ferner wird $t_1 = \beta\tau$, also $t_2 = (1-\beta)\tau$ gesetzt, wo $0 < \beta < 1$ ist. Die ganze Luftbewegung L wird dann als Summe der Unterbrechungsklänge der beiden Töne $A\cos(2\pi pt + \varphi_1)$ und $B\cos(2\pi pt + \varphi_2)$ aufgefaßt und in folgende Form gebracht:

$$
\begin{aligned}
L = A\Big\{&\beta\cos(2\pi pt+\varphi_1) + \frac{1}{\pi}\sin\pi\beta\left[\cos(2\pi(p-u)t+\varphi_1)+\cos(2\pi(p+u)t+\varphi_1)\right]\\
&+\frac{1}{2\pi}\sin 2\pi\beta\left[\cos(2\pi(p-2u)t+\varphi_1)+\cos(2\pi(p+2u)t+\varphi_1)\right]\Big\}\\
&+B(1-\beta)\cos(2\pi pt+\varphi_2)\\
&-B\Big\{\frac{1}{\pi}\sin\pi\beta\left[\cos(2\pi(p-u)t+\varphi_2)+\cos(2\pi(p+u)t+\varphi_2)\right]\\
&+\frac{1}{2\pi}\sin 2\pi\beta\left[\cos(2\pi(p-2u)t+\varphi_2)+\cos(2\pi(p+2u)t+\varphi_2)\right]\Big\}+\cdots
\end{aligned}
\tag{3}
$$

Es ergeben sich also, und zwar objektiv, durch Resonatoren verstärkbar, wieder die Töne $p \pm a\,u$, wo $a = 0, 1, 2 \ldots$ ist. Ein „U.-T." u und ein „Ph.-T." $w = 2u$ sind hierunter nur ausnahmsweise vorhanden, wenn p ein ganzzahliges Vielfaches von u ist. Es sind aber objektive Teiltöne des nach Ohm-Helmholtz zerlegten Gesamtklanges und nicht Töne besonderer Art gemäß König-Hermann. Daneben können sie bei dem gleichen Verhältnis $p : u$ subjektiv entstehen, sind dann aber weiter nichts als D.-T. zwischen objektiven Teiltönen.

Zum tieferen Eindringen in die Materie sei der Leser noch auf eine Arbeit von B. Strasser und J. Zenneck[3]) „Über phasenwechselnde Oberschwingungen" hingewiesen sowie auf eine Arbeit von W. Rogowski[4]) „Über die Theorie der Resonanz phasenwechselnder Schwingungen".

2. Spezialfälle.

Helmholtz[5]) hat an der Doppelsirene K.-T. erster Art beobachtet, wenn die zwei P.-T. durch Anblasen zweier Löcherkreise *aus dem gleichen Windkasten* erzeugt werden. Es ist schon S. 584 darauf hingewiesen worden, daß diese K.-T. (erster Art) richtiger zur Klasse der V.-T. gezählt würden. Das geht am

[1]) Pipping, H.: Zeitschr. f. Biol., N. F. Bd. 31, S. 524–583. 1895. — Meyer, Max: Dissert. Berlin 1896. — Schulze, F. A.: Ann. d. Physik Bd. 45, S. 283–320. 1914.
[2]) Schulze, F. A.: Ann. d. Physik Bd. 45, S. 285. 1914.
[3]) Strasser, B. u. J. Zenneck: Ann. d. Physik Bd. 20, S. 759–763. 1906.
[4]) Rogowski, W.: Ann. d. Physik Bd. 20, S. 766–782. 1906.
[5]) Helmholtz: Lehre von den Tonempfindungen. 5. Ausg. Beilage XVI.

besten aus der theoretischen Ableitung, die Helmholtz gibt, hervor. Wird zunächst ein Löcherkreis angeblasen, so kann die entstehende Luftbewegung in erster Annäherung proportional gesetzt werden einem Ausdruck von der Form $A_0 - A_1 \sin 2\pi\, pt$, der ein p maliges Öffnen und Schließen der Löcher pro Sekunde ausdrückt. In der Proportionalitätskonstanten steckt der Druckunterschied zwischen der Luft im Anblasekasten und im Außenraum. Dieser Druckunterschied wird selbst merklich periodisch, und zwar annähernd in einer Periode von der Form $B_0 - B_1 \sin 2\pi\, ut$, wenn neben dem ersten noch ein zweiter Löcherkreis geöffnet wird, dessen Löcherzahl, multipliziert mit der Zahl der Umdrehungen pro Sekunde, gleich u ist. Die resultierende Luftbewegung hat also die Form:

$$\left.\begin{aligned} c\,(B_0 - B_1 \sin 2\pi ut)\,(A_0 - A_1 \sin 2\pi pt) &= c A_0 B_0 - c A_0 B_1 \sin 2\pi ut \\ - c A_1 B_0 \sin 2\pi pt &+ \tfrac{1}{2} c A_1 B_1 \cos 2\pi (p-u)t - \tfrac{1}{2} c A_1 B_1 \cos 2\pi (p+u)t. \end{aligned}\right\} \quad (4)$$

Zur genaueren Darstellung hätte man natürlich mit Fourierschen Reihen zu operieren, wodurch auch V.-T. (K.-T. erster Art) höherer Ordnung hervortreten würden.

Auch „reine" V.-T. hat Helmholtz[1]) beobachtet. Der Luftraum des unteren Kastens seiner Doppelsirene stand in Resonanz auf den Ton $p = 435$ wenn alle Löcher gedeckt waren, nicht aber, wenn die Löcher einer Reihe offen waren. Ließ er nun die Sirenenscheibe rotieren, so daß die Löcher abwechselnd offen und gedeckt waren (u mal pro Sekunde), so erhielt er, infolge der periodisch wechselnden Stärke des Stimmgabeltones p, auch die Töne $p - u$ und $p + u$. Die Amplitude des Stimmgabeltones kann in erster Annäherung als $A_0 - A_1 \sin 2\pi\, pt$ angesetzt werden, so daß die resultierende Luftbewegung die Form

$$\left.\begin{aligned} (A_0 - A_1 \sin 2\pi ut) \sin 2\pi pt = A_0 \sin 2\pi pt &- \tfrac{1}{2} A_1 \cos 2\pi\,(p-u)t \\ &+ \tfrac{1}{2} A_1 \cos 2\pi\,(p+u)t \end{aligned}\right\} \quad (5)$$

hat.

Fällt noch das konstante Glied in dem Ausdruck für die Amplitudenschwankung fort, so verschwindet der ursprüngliche Ton ganz, indem er sich in die beiden neuen Töne $p - u$ und $p + u$ aufspaltet. Angenähert verwirklicht wird dieser Fall durch eine um ihre Längsachse genügend schnell ($\frac{u}{2}$ mal pro Sekunde) rotierende tönende Stimmgabel[2]) (p). Infolge der bekannten Interferenzflächen in der Umgebung einer tönenden Stimmgabel wird die Intensität bei jeder Umdrehung für den Beobachter viermal zu Null. Bei jedem Durchgang durch Null wechselt die Amplitude ihr Vorzeichen, da man dabei aus dem Bereich der einen Zinke in den der anderen kommt und da die beiden Zinken entgegengesetzt schwingen. Es wird also durch eine einmalige Umdrehung der Gabel eine Amplitudenschwankung hervorgerufen, die in erster Annäherung als sinusförmig mit der Periodenzahl 2 erfolgend angesetzt werden darf. Somit erhält die auf das Ohr treffende Luftbewegung bei $\frac{u}{2}$ Rotationen pro Sekunde die Form:

$$A \sin 2\pi ut \cdot \sin 2\pi pt = \tfrac{1}{2} A \cos 2\pi\,(p-u)t + \tfrac{1}{2} \cos 2\pi\,(p+u)t\,. \quad (6)$$

Ein sehr bequemes Verfahren zur Erzeugung von V.-T., fast gleichzeitig von Mach und Stefan[3]) angegeben und auch von R. König benutzt, besteht darin,

[1]) Helmholtz: Tonempfindungen. 5. Ausg. Beilage XVI.

[2]) Mach, E.: Wien. akad. Anzeiger 1865, Nr. 9 u. 1866, Nr. 14. — Beetz, E.: Poggend. Ann. d. Physik Bd. 130, S. 313—323. 1867.

[3]) Stefan, J.: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Kl. Bd. 54, S. 597—603. 1866.

daß zwischen Ohr des Beobachters und Tonquelle (z. B. Stimmgabel) eine Scheibe mit kreisförmig angeordneten Löchern rotiert.

Mit einer elektro-akustischen Anordnung hat wohl als erster L. Hermann[1]) gearbeitet. Die Membran eines Telephons wird z. B. durch eine Orgelpfeife angeblasen. Die dadurch in der Magnetwickelung induzierten Ströme werden einem zweiten (Abhör-)Telephon zugeleitet, vor welches noch ein rotierender Unterbrecher geschaltet ist. Eine ähnliche Versuchsanordnung benutzte später Zwaardemaker[2]). Seine Wechselstromquelle war die Sekundärwickelung einer Induktionsspule, an deren Primärwickelung ein Mikrophon lag, das mit Stimmgabeln oder Metallzungen erregt wurde. An der Sekundärwickelung lagen (in Reihe geschaltet) das Abhörtelephon und die Unterbrechervorrichtung (elektromagnetische Stimmgabel, $u = 64$).

Karl L. Schaefer und O. Abraham[3]) wiederholten und erweiterten die Versuche Zwaardemakers mit einer ähnlichen, teilweise verbesserten Anordnung. Sie beobachteten als erste V.-T. höherer Ordnung. Auch bestätigten sie den Befund von R. König, daß im Falle $p = n\,u$ der Ton u auch dann in überwiegender Stärke gehört wird, wenn p ein *hohes* ganzzahliges Vielfaches von u ist[4]). Hierzu sei daran erinnert, daß D.-T. bei wachsender Höhenlage der sie bildenden P.-T. besonders stark werden. Die theoretischen Erörterungen von F. A. Schulze[5]) über V.-T. fußen in erster Linie auf den Abraham-Schaeferschen Versuchen. L. Hermann[6]) hat dann 1912 „Neue Versuche zur Frage der U.-T." veröffentlicht, die zum Teil auch mit elektrischen Methoden angestellt sind und den Abraham-Schaeferschen Beobachtungen teilweise widersprechen. Diese Diskrepanzen sind auf Veranlassung des Verf. von W. Moser[7]) näher untersucht und in den wesentlichen Punkten aufgeklärt worden. So stellte Moser fest, daß der Gesamtcharakter des Unterbrechungsklanges tatsächlich auch in anderen Fällen als für $p = n\,u$ durch die Note u bestimmt sein kann, wenn auch durch eine tiefere Oktave als u selbst ist. Die hierhergehörenden Intervallreihen waren $p = (2n + 1)\frac{u}{2}$ und $p = (2n + 1)\frac{u}{4}$. Auch Hermanns sog. „falschen" Töne, von denen er sagt, „es kommt nicht selten vor, daß statt des U.-T. ein um einen halben Ton höher oder tiefer liegender Ton vollkommen zweifellos und von jedem hinzugezogenen Hörer wahrgenommen wird", konnte Moser auf solche Töne zurückführen, die sich aus den Versuchsbedingungen gemäß den Ohm-Helmholtzschen Anschauungen ergeben. *Allgemein hat Moser die Vorzüge und Nachteile der Anwendung plötzlicher Unterbrechungen einerseits und kontinuierlicher Amplitudenschwankungen andererseits einer sehr sorgfältigen Untersuchung unterzogen*, wobei er sich im wesentlichen zugunsten der letzten Methode entscheidet. Er gibt hierfür eine sehr bequeme Versuchsanordnung, die wahlweise die verschiedensten Schaltungsmöglichkeiten zuläßt. Unter diesen befindet sich auch eine neue Schaltungsart, die für viele Beobachtungen wertvoll ist. Das Abhörtelephon liegt als „Brücke" in einer Wheatstoneschen Brückenschaltung, in deren einem Zweig ein Mikrophon liegt, welches bei Erregung durch einen Ton die gewünschten Amplitudenschwankungen hervorruft. Der P.-T. wird durch eine Wechselstrommaschine erzeugt. Der Vorteil dieser Brücken-

[1]) Hermann, L.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 47, S. 385. 1890.
[2]) Zwaardemaker, H.: Arch. f. Anat. u. Physiol., Suppl. 1900, S. 60.
[3]) Schaefer, Karl L. u. O. Abraham: Ann. d. Physik Bd. 13, S. 996—1009. 1904.
[4]) Vgl. hierzu F. A. Schulze: Ann. d. Physik Bd. 26, S. 217—234. 1908.
[5]) Schulze, F. A.: Ann. d. Physik Bd. 26, S. 231—232. 1908.
[6]) Hermann, L.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 146, S. 249—294. 1912.
[7]) Moser, W.: Dissert. Breslau 1919.

schaltung liegt darin, daß der Hauptton durch Abgleichen der Widerstände beliebig geschwächt und sogar ganz beseitigt werden kann, so daß die einzelnen V.-T. viel besser hervortreten.

Ewald und Jäderholm haben auch Geräusche nach dem Zwaardemakerschen Verfahren unterbrochen und haben hierbei ebenfalls „U.-T." beobachtet. Es kann wohl keinem Zweifel mehr unterliegen, daß auch hier eine Nachprüfung Übereinstimmung mit den Ohm-Helmholtzschen Vorstellungen ergeben würde.

Über „Ph.-T." hat F. A. Schulze[1]) mit einer elektro-akustischen Anordnung ausführliche Versuche angestellt. Ein Ton (Stimmgabel auf Resonanzkasten) wird in ein Rohr geleitet, welches sich in zwei Teile gabelt, deren einer posaunenartig in seiner Länge veränderbar ist. An den Enden der beiden Teilrohre ist je ein Mikrophon angeordnet, das mit der Primärspule je eines Transformators in Reihe geschaltet ist. Die Sekundärspulen der Transformatoren sind mit Schleifkontakten eines rotierenden Rades und dem Abhörtelephon derart verbunden, daß bei Rotation des Rades der Ton immer abwechselnd von dem einen und dem anderen Mikrophon in das Telephon gelangt. Die jeweilig gewünschte Phasendifferenz wird durch Variation des Posaunenauszuges hergestellt. Es braucht kaum erwähnt zu werden, daß auch bei diesen Beobachtungen das Fehlen eines Ph.-T. als solchen festgestellt wurde.

In älteren Versuchen von Exner und Pollack wurde die Phasenumkehr in der Weise bewirkt, daß vor das Abhörtelephon, in die Zuleitung des P.-T. p ein Kommutator eingeschaltet wurde. Bei langsamem Wechsel der Stromrichtung wurden Schwebungen gehört, bei etwas schnellerem Wechsel macht das Ganze einen geräuschartigen Eindruck. Jäger[2]) stellte den Vorgang in der Weise dar, daß er als Amplitude für p den Ausdruck $A(\sin 2\pi ut + \frac{1}{3}\sin 6\pi ut + \frac{1}{5}\sin 10\pi ut + \cdots)$ einsetzt, der für $0 < t < \frac{1}{2u}$ den Wert $A\frac{\pi}{4}$ und für $\frac{1}{2u} < t < \frac{1}{u}$ den Wert $-A\frac{\pi}{4}$ besitzt und damit das Eintreten des Phasensprunges darzustellen vermag. Es ergeben sich also neben p die Töne $p \mp c\,u$, wo $c = 1, 3, 5 \ldots$ ist.

Alles in allem darf gesagt werden: *Die bisherigen Beobachtungen über Variationstöne und über „Unterbrechungs- (Intermittenz-) töne" und „Phasenwechseltöne"* (welch letztere gar keine besonderen Töne sui generis sind) *ordnen sich im Prinzip den* Ohm-Helmholtz*schen Vorstellungen unter. Ein weiteres Studium der Intensitätsverhältnisse* (namentlich bezüglich des in manchen Fällen vorherrschenden U-Charakters des Unterbrechungsklanges) *ist erwünscht. Das braucht aber nicht mißtrauisch zu machen, da die Intensitätsfrage bei akustischen Beobachtungen überhaupt äußerst schwierig und auch in vielen anderen Fällen noch nicht genügend geklärt ist.*

[1]) Schulze, F. A.: Ann. d. Physik Bd. 45, S. 295. 1914.

[2]) Jäger, G.: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Kl. IIa, Bd. 113, S. 314–325. 1904.

Das räumliche Hören.

Von

Erich M. v. Hornbostel

Berlin.

Mit 3 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Rostosky, P.: Über funktionelle Beziehungen zwischen beiden Gehörsorganen. Beitr. z. Psychol. u. Philos. (hrsg. v. G. Martius) Bd. 1, S. 172—273. 1897. — Pierce, A. H.: Studies in Auditory and Visual Space Perception. I. The Localisation of Sound. London 1901. — Klemm, O.: Über die Lokalisation von Schallreizen. Ber. üb. d. VI. Kongr. f. exp. Psychol. 1914, S. 169—258.

Hörraum.

Im gewöhnlichen Leben hört der Mensch dem Konzert der auf ihn eindringenden Geräusche nicht zu wie einer Musik, auch lauscht er nicht zunächst, *wie* ein Schall klingt und fragt sich dann: was macht so? und wo mag es sein? Sondern er vernimmt soundso beschaffene akustische Gegenstände da und dort, ruhend oder in dieser Bewegung, nicht anders, als er optische Gegenstände sieht, und in keinem anderen Raum. Dort links hinter der Mauer bellt's. Daß es ein Hund ist, weiß ich aus Erfahrung, daß das Gebell dort links ist, höre ich trotz der Mauer, würde ich auch hören, wenn ich nie hinter die Mauer gehen und nachsehen könnte, noch nie einen Hund gesehen und noch nie bellen gehört hätte. Ja, ich würde Gebell eben dort links vernehmen, wenn ich blind geboren und so lahm wäre, daß ich mich nicht rühren könnte. Daß die rein akustischen Gegenstände nicht durch Raumformen gekennzeichnet sind (obwohl ihnen Eigenschaften wie Rundheit usw. nicht abgehen), sondern durch die Gestalt ihres Zeitverlaufes, dann auch durch ihre Lautheit, Farbe, Helligkeit, Dichte, Umrißschärfe, Größe, und daß es Ungenauigkeiten und Täuschungen über ihre Lage gibt, mehr vielleicht als bei Sehdingen, wird niemand bestreiten. Aber mögen die Hördinge [wie die Tastdinge[1])] auch weniger gegenständlich sein als die Sehdinge und mag der — nur denkbare — reine Hörraum etwas anders beschaffen sein als unser Wahrnehmungsraum (auch der reine Sehraum und gar erst der reine Tastraum wären es), so ist doch weder Schall eine rein subjektive Erscheinung wie Hunger, noch ist er, wie Hunger, bloß „in" mir insofern ich ihn habe, sondern irgendwo in der Stille oder dem verschwommenen Lärm, die mich — und ihn — umgeben.

Nur so wird verständlich, was das Gehör fürs Leben bedeutet. Seine natürliche Leistung ist Wahrnehmung, und zwar Wahrnehmung auch von Fernem, Untastbarem, Unzugänglichem, Unsichtbarem, und so leistet es, wenn schon

[1]) Hornbostel, E. M. v.: Psychol. Forsch. Bd. 1, S. 136 f. 1922. — Brückner, A.: Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 56. S. 318. 1925.

nicht mehr, so doch anderes als die andern Sinne. Wie sollten die erst das Ohr belehren, daß, was so klingt, dort ist und nicht da? Wenn ich erst planlos herumsuchen muß im Gebüsch nach dem Gezwitscher, ist der Vogel längst weg, wenn ich hinkomme, wo er saß, und ich erfahre nie, wie das Zwitschernde aussah. Der kaum zweimonatige Säugling[1]) wendet sich nach dem Schall, aber was veranlaßt ihn, sich *so* zu drehen, gerade jetzt dahin zu gucken? Nachts krächzt am Kreuzweg eine neuerfundene Huppe, und die Bäuerin springt erschrocken in den Graben. Wo bleibt die „Erfahrung"?

Der singende Vogel sagt — nach der Ansicht eines unserer besten Kenner (Dr. Heinroth) — gemeiniglich nichts anderes als: Hier bin ich. Und wir haben Grund zur Vermutung, der Vogel höre besser als der Mensch. Dennoch ist es von Berkeley (1709) an bis heute die fast allgemeine Meinung, es gäbe ursprünglich keinen Hörraum, nur durch mühsames Lernen, wie von Vokabeln, würden milliardenfach abgestufte Schälle mit den erblickten, ertasteten oder erwanderten Stellungen ihrer Quellen verknüpft, so vollkommen verknüpft, daß jeder, die Lehrzeit vergessend, Richtung und Entfernung unmittelbar zu hören glaubt. Warum man so hartnäckig an dieser Lehre festhält, ist schwer zu begreifen. Denn wieso wir Dinge an bestimmten Stellen sehen, wieso wir spüren, *wo* es drückt, *wohin* wir den Kopf drehen, wissen wir auch nicht; die Zeichen wären in ihrem Wesen ebenso unbekannt wie das Bezeichnete. Man hat freilich die Leistungen der akustischen Raumwahrnehmung gegenüber der anderer Sinne, mehr noch ihre biologische Bedeutung im Verhältnis zu anderen Leistungen des Gehörs meist arg unterschätzt. Aber wer dem Ohr die ursprüngliche Fähigkeit, Hördinge im Raum wahrzunehmen, ganz abspricht, müßte es folgerichtig für ein Luxusorgan halten, das sich nur entwickelt habe, um Töne zu unterscheiden und Musik zu genießen.

Warum eine bestimmte Erscheinung gerade an diese physikalischen und physiologischen Bedingungen geknüpft ist — warum Zucker süß schmeckt und nicht bitter, Herzleidende Angst verspüren und nicht Zorn —, ist eine Frage der Naturphilosophie. Vorerst gilt es, die Bedingungen aufzufinden und nachzusehen, ob und wie sie sich den Erscheinungen gesetzmäßig zuordnen lassen. Dieser Aufgabe ist für die Schallokalisation seit 1800 von Psychologen, Physiologen und Physikern viel Arbeit gewidmet worden — restlos gelöst ist sie auch heute noch bei weitem nicht. Zu den Beobachtungen des Alltags sind eine Menge Versuchsergebnisse gekommen, und nicht nur über ihre Deutung, schon über die Tatsachen selbst herrscht keineswegs Einigkeit. Es ist nicht möglich, die — erkenntnistheoretisch ungewöhnlich interessante — Geschichte dieser Forschung auf all ihren vielverschlungenen Wegen und Irrwegen hier zu verfolgen. Wir wollen nur die für die Theorie wichtigsten und am sichersten festgestellten Tatsachen hervorheben und dabei erwägen, zu welchen Schlüssen sie berechtigen. Wir trennen dabei die — besser erforschte — Richtungs- von der Entfernungswahrnehmung und schicken eine Reihe von Tatsachen, die wohl kaum mehr bestritten werden, mit denen also jede Theorie rechnen muß, voraus.

Wahrnehmung der Schallrichtung.

Als gesichert kann gelten:

1. Die Richtungswahrnehmung ist zweiohrig sehr viel besser als einohrig.

2. Die Richtungswahrnehmung ist besser für Geräusche als für Klänge oder gar für einfache Töne.

---

[1]) Shinn: Körperliche und geistige Entwicklung eines Kindes. 1905.

3. Rechts und Links werden in der Regel[1]) nie verwechselt, Vorn und Hinten, Oben und Unten häufig.

4. Die Richtungswahrnehmung ist hinsichtlich des Winkels, den die Richtung mit der Medianebene bildet, recht genau; die Genauigkeit nimmt von der Mitte zur Seite ab.

5. Es können gleichzeitig die Richtungen verschiedener Schälle wahrgenommen werden.

6. Die Genauigkeit der Richtungswahrnehmung ist unabhängig von der Entfernung der Schallquelle.

7. Der Schall kann unter Umständen im Innern des Schädels erscheinen; dann ist aber die Richtungsbestimmung sehr erschwert.

Alle Geschöpfe, die hören, haben zwei Ohren, symmetrisch zu beiden Seiten der Mitte. Einohriges Hören kommt nur ausnahmsweise vor: wenn der Schall sehr schwach und dem einen Ohr nahe, vom anderen durch den Kopf abgeschirmt ist; wenn das eine Ohr ganz taub ist oder, so gut es geht, im Versuch taub gemacht wird. Dann hört sich der Schall aber auch ganz anders an als zweiohrig: weniger voll, dicht, fest, unschärfer, verwaschener, kurzum weniger gegenständlich. In derselben Richtung wie zweiohrig von bloß einohrig gehörtem Schall unterscheiden sich Geräusche, besonders die scharf charakterisierten, von musikalischen Klängen und (besonders) von einfachen Tönen, die ja auch in der Natur so gut wie nie vorkommen. Das Gehörorgan ist daher zunächst für die *zweiohrige Geräusch*wahrnehmung eingerichtet — die Hörnervenfasern von rechts und links vereinigen sich schon im Althirn[2]) —, diese ist seine ursprüngliche, normale, lebenswichtige und leistungsfähigste Funktion, von der alle theoretischen Überlegungen ausgehen müssen. Wenn beide Ohren — annähernd gleich — erregt werden, so wird doch nur ein einziges, nur nach außen in zwei Empfänger vergabeltes Organ erregt, und wir hören einen einzigen, einheitlichen (gegenständlichen) Schall, normalerweise außerhalb des Kopfes. Der adäquate Reiz ist ein einheitlicher, an beiden Ohren ganz oder nahezu gleicher Schwingungsverlauf. Ganz gleich ist er nur, wenn die Schallquelle in der Mediane steht, und gerade dann ist auch die Richtungswahrnehmung am genauesten. Wird er in irgendeiner Hinsicht zu ungleich, dann zerreißt die bis dahin einheitliche Erscheinung, und man hört statt eines einzigen Schalles zwei verschiedene, den einen rechts, den anderen links. Dann, und nur unter solch unnatürlichen Bedingungen, funktionieren die Ohren als zwei getrennte Einzelorgane, und auch jeder der beiden Schälle klingt wie sonst ein einohrig gehörter. Biologisch angesehen ist also das einohrige Hören sekundär, aus dem normalen zweiohrigen Hören abgespalten, und nicht das zweiohrige Hören zusammengesetzt aus zwei ursprünglich selbständigen Einzelfunktionen[3]). Schon danach muß man erwarten, daß die Richtungswahrnehmung einohrig, bei krankhafter oder künstlicher Behinderung der normalen Funktion, erheblich schlechter wird, und daß die Grundlagen der einohrigen Richtungswahrnehmung *wesentlich* andere sind als die der normalen.

Beim einohrigen Hören treten nun außer den Verwechslungen von Vorn und Hinten, Oben und Unten, auch solche von Rechts und Links auf, die der Art nach jenen ganz ähnlich sind. Das Hindernis, das Schädel und Ohrmuscheln dem Schall in den Weg legen, schwächt ihn, und zwar um so mehr, je kleiner die Wellenlänge im Verhältnis zu den Ausmaßen des Schirms ist. Infolgedessen wird nicht nur die Stärke, sondern auch die Schallfarbe je nach der Stellung

[1]) Ausnahmen s. u.

[2]) Held, H.: Arch. f. Anat. (u. Physiol.) 1893, S. 201.

[3]) Hornbostel, E. M. v.: Psychol. Forsch. Bd. 4, S. 99 f. 1923.

der Quelle verändert: im Schatten des Schirms klingt der Schall leiser, dunkler, weicher, verwaschener. Daß diese Unterschiede den Normalen über Vorn oder Hinten und Oben oder Unten (wobei wohl Reflexion am Boden hinzukommt), den Einohrigen auch über die seitliche Richtung belehren, ist nach älteren und neueren Beobachtungen kaum mehr zweifelhaft: künstliche Veränderung von Schallfarbe und Stärke[1]) oder Verstopfen des einen Ohres[2]) führt zu den Verwechslungen, die man erwarten muß, und bei länger fortgesetzten Versuchen lernt man allmählich, auch ohne Mithilfe von Gesicht und Bewegung, wie der Schall klingt, wenn er aus der oder jener Richtung kommt[3]). Kann so die normale Funktion bis zu einem gewissen Grade ersetzt werden, so zeigen doch gerade diese Beobachtungen, wie geringwertig und unzuverlässig mittelbare Erfahrungskriterien sind. Es ist hier ähnlich wie bei Farbenblinden, die gelernt haben, das, was der Normale Rot oder Grün nennt, an der Helligkeit einigermaßen zu erkennen. Wenn der Schall beiden Ohren durch getrennte Leitungen zugeführt und so der Kopfschatten aufgehoben wird, müßte die Bestimmung der Seitenrichtung dem einseitig völlig Tauben unmöglich werden, während sie sich beim Normalen gar nicht, beim einseitig Schwerhörigen (nach einiger Übung) nicht wesentlich verschlechtert. Solche entscheidende und vielleicht diagnostisch verwertbare Versuche sind m. W. noch nicht gemacht worden; daher besteht in allen Fällen, in denen bei krankhafter oder künstlicher Ausschaltung des einen Ohres die Richtungswahrnehmung nicht *wesentlich* von der normalen abwich, der Verdacht, daß das zweiohrige Hören nicht vollständig aufgehoben war. Für die normale Wahrnehmung der Seitenrichtung können die durch den Kopfschatten gelieferten Erfahrungskriterien keine oder doch keine irgendwie wesentliche Bedeutung haben, da sie ohne jeden Schaden wegfallen können.

Wird ein Ohr allein oder jedes durch einen anderen, hinreichend verschiedenen Schall erregt, so ist man nie im Zweifel über Rechts oder Links. Auch subjektive Geräusche und Töne erklingen fast immer in einem Ohr. Das Gehör verhält sich hierin so, wie die Hautsinne, aber ungleich dem Gesicht. Man weiß unmittelbar, mit welchem Ohr man hört oder mit welchem diesen, mit welchem jenen anderen Schall. Tastempfindungen können hierbei nichts helfen, denn woher sollte man wissen, wie ihnen die Schälle zuzuteilen sind? und wie sollte die erste Erfahrung, woran immer sie gemacht wird, uns sagen: das ist rechts, das links, wenn wir's nicht unmittelbar spüren?[4]) Im zweiohrigen Hören ist diese Unterscheidung nicht weniger sicher und unmittelbar. Mit ihr hängt die Feinheit der Mittenschwelle zusammen: in dem Kontinuum der Richtungen ist die Mitte ein Umkehrpunkt, und man kann sie aufsuchen, indem man auf das „eben nicht mehr rechts", zugleich aber „eben noch nicht links" achtet. Der Mitteneindruck ist aber keineswegs ein leeres Weder-Noch, sondern ebenso leibhaftig wie irgendeine andere gehörte Richtung. Er ist aber auch kein Sowohl-als-Auch, setzt sich nicht aus den einohrigen Links und Rechts zusammen. Zweiohrig hört man den Schall in einer bestimmten Richtung, nicht auf einem Ohr mehr als auf dem anderen, oder gleichzeitig auf beiden. Beim natürlichen zweiohrigen Hören merken wir von den Ohren und ihrer Zweiheit so wenig, wie von den Augen beim Sehen.

[1]) Myers, Ch. S.: Proc. of the Roy. Soc. of London Bd. 88, S. 267. 1914.

[2]) Allers, R. u. O. Bénesi: Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie Bd. 76, S. 18. 1922; vgl. auch Ber. üb. d. ges. Physiol. Bd. 14, S. 184 u. Jahresber. üb. d. ges. Physiol. 1922. S. 393. — Brunzlow: Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 56. S. 326. 1925.

[3]) Pierce, A. H.: Studies in Auditory and Visual Space Perception 1901, S. 92.

[4]) Vgl. C. Stumpf: Tonpsychol. Bd. 2, S. 52 ff. 1890.

Die Frage nach den Grundlagen des Richtunghörens engt sich jetzt ein: auf *zweiohriges* Hören *bestimmter* Richtungen — also abgesehen von Vorn oder Hinten, Oben oder Unten —, aber (in bezug auf die Medianebene) *winkelmäßig* bestimmter Richtungen, von denen die Mitte (0°) und das äußerste Rechts und Links (90°) nur Einzelfälle sind. Der gesuchte physiologische Faktor, der sich zwischen Reiz und Erscheinung einschiebt, muß sich mit der Stellung der Schallquelle kontinuierlich und eindeutig quantitativ ändern, und zwar bei Annäherung der Quelle an die Mitte fallen, beim Passieren der Mitte sein Vorzeichen wechseln und dann wieder steigen. Dem physikalischen Unterschied der Schwingungsverläufe am einen und anderen Ohr muß eine Eigenschaft des einheitlichen physiologischen Gesamtvorganges entsprechen wie einem Niveauunterschied ein Gefälle von bestimmter Steilheit. Diesen Forderungen muß jede Theorie genügen. Zugleich erweisen sich aber zwei andere Forderungen, die oft gestellt worden sind, als unberechtigt: erstens läßt sich von vornherein nicht absehen, wie kleine physikalische Unterschiede genügen, um ein wirksames physiologisches Gefälle zu ergeben; zweitens brauchen die Unterschiede als solche nicht wahrnehmbar zu sein, um physiologisch ein Gefälle und so die gehörte Richtung zu bewirken.

Bei seitlich einfallendem Schall unterscheiden sich die Schwingungsverläufe an den Ohren in vierfacher Hinsicht: 1. nach der Wellenform: das abgewandte Ohr erhält den Schall in milderer Farbe; 2. nach der Intensität: das abgewandte Ohr erhält den Schall schwächer; 3. nach der Phase: die Phase auf dem abgewandten Ohr läuft nach; 4. nach der Zeit: das abgewandte Ohr erhält den Schall später. Jeder dieser Faktoren könnte, allein oder zusammen mit anderen, die Reizgrundlage des Richtunghörens abgeben, und durch ihre gesonderte Veränderung muß sich experimentell prüfen lassen, welche von ihnen tatsächlich wirksam sind und in welchem Grade.

Den ersten konnten wir für das zweiohrige Hören als unbedeutend schon ausschließen: künstliche Schallfarbenverschiedenheit an den beiden Ohren beeinflußt die scheinbare Richtung nicht und führt nur, wenn sie bedeutend genug ist, zum Zerfall des einheitlichen zweiohrigen Schalles in zwei getrennte einohrige. Fällt das Kopfhindernis, das beim natürlichen Hören den Unterschied der Wellenform erzeugt, weg — bei Schallzuführung durch Röhren —, so wird das Richtunghören in keiner Weise beeinträchtigt.

Diese Tatsache spricht zugleich gegen die Bedeutsamkeit des Stärkeunterschieds, der sehr allgemein und bis in die neueste Zeit[1]) als wesentliche, wenn nicht einzige Grundlage der Richtungswahrnehmung angesehen worden ist. Der Kopfschallschatten ist wirksamer bei kürzeren Wellenlängen und geringer Entfernung der Schallquelle, zudem nimmt der Stärkeunterschied (bei höheren Tönen), wenn die Schallquelle von der Mitte (0°) nach der Seite (90°) verschoben wird, zuerst zu, dann aber wieder ab[2]). Es sind also bestimmte Stärkeunterschiede nicht eindeutig bestimmten objektiven Schallrichtungen zugeordnet, und es müßten schon beim gewöhnlichen Hören häufig grobe Täuschungen auftreten, wie sie tatsächlich nicht vorkommen. Ist der Kopfschallschatten durch künstliche Empfänger ausgeschaltet, so bleibt physikalisch noch der Stärkeunterschied, der dem Energieverlust auf der Strecke entspricht, um die der Schallweg zum einen Ohr länger ist als zum anderen. Aber auch dieser Stärkeunterschied ist, bei gleicher objektiver Schallrichtung, abhängig von der Entfernung der Quelle. Wäre die gehörte Richtung durch ihn (eindeutig) bestimmt, so müßte

[1]) Kreidl, A. u. S. Gatscher: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 200, S. 366—373. 1923.

[2]) Hartley, R. V. L. u. Til. C. Fry: Physical review (2) Bd. 18, S. 431—442. 1921.

sie sich ändern, wenn die Entfernung der Quelle allein geändert wird, was tatsächlich wieder nicht zutrifft. Es müßte ferner die Richtungswahrnehmung um so ungenauer werden, je weiter entfernt die Quelle ist, aber auch das ist nach neueren Beobachtungen[1]) nicht der Fall. Sind die beiden Weglängen von der Quelle zu den Ohren gleich, so hören wir den Schall median auch dann, wenn er durch Röhren oder telephonisch zugeführt wird[2]). Durch Zuklemmen der einen Leitung oder Einschalten von Widerständen kann der Schall auf der einen Seite geschwächt und so der Einfluß des Stärkeunterschiedes getrennt von den anderen Faktoren untersucht werden. Bei allmählicher einseitiger Schwächung entsteht nun *unter Umständen* der Eindruck, daß das Schallbild von der Mitte weg auf die Seite des stärkeren Reizes wandert[3]). Aber dieser Eindruck ist nie so deutlich und klar, wie bei Änderung des Weglängenunterschieds; das Schallbild geht bei Steigerung des Stärkegefälles nie über eine gewisse Seitenrichtung (etwa 30°) hinaus, sondern bleibt da, bis der eine Reiz nahezu seinen Schwellenwert erreicht hat; dann verblaßt es und verschwindet, während an seiner Stelle ein charakteristisch einohriger Schall nahe vor dem stärker (und schließlich allein) erregten Ohr auftaucht[4]). Scheinbare Richtungen zwischen 30° und 90° können also durch Stärkegefälle allein überhaupt nicht erzeugt werden, und die anderen (zwischen 0° und 30°) nur bei geeigneter Verfassung des Beobachters[5]). Der Stärkeunterschied, bei dem ein bestimmter Richtungseindruck (z. B. 10°) entsteht, schwankt auch beträchtlich von Beobachter zu Beobachter und von Versuch zu Versuch[6]). Endlich kommt es vor, und zwar gar nicht so selten, daß das zweiohrige Schallbild in der Mitte bleibt, bis es von dem einohrigen Schall abgelöst wird. Diese Versuchsergebnisse, die für Geräusche und Töne gleichermaßen gelten, schließen die Annahme des Stärkeunterschieds als wesentlicher oder gar einziger Grundlage der Richtungswahrnehmung aus. Die Intensitätstheorie ist denn auch von manchen Forschern auf die bloße Unterscheidung von Rechts und Links oder auf die Richtungswahrnehmung bei hohen Tönen beschränkt worden. Aber sie versagt, wie sich zeigen wird, auch hier.

Für optische Wahrnehmungen ist festgestellt, daß die Latenzzeit zwischen dem Augenblick der Reizung und dem Auftreten der Erscheinung bis zu einem Grenzwert abnimmt bei Verstärkung des Reizes[7]). Es ist anzunehmen, daß dieselbe Abhängigkeit auch für andre Sinnesgebiete gilt. Dann wären Einflüsse von Stärkegefällen auf die scheinbare Richtung als indirekt anzusehn: sie würden unmittelbar nur eine Zeitverschiebung und diese erst die Lokalisation bewirken (s. S. 613ff.). Diese Auffassung wird durch die Versuchsergebnisse gestützt[8]). Wäre dagegen der Stärkeunterschied der adäquate Reiz für die Richtungswahrnehmung, so müßte eher umgekehrt die Wirkung der Zeitverschiebung auf ihn zurückführbar sein. Dafür fehlt aber jeder Anhalt.

Der Wegunterschied von der Quelle zu den Ohren hat zur Folge, daß sich in irgendeinem Zeitpunkt die schwingenden Teile des ferneren Ohres in einem

[1]) Hornbostel, E. M. v. u. M. Wertheimer: Berlin. Ber. 1920, S. 392.
[2]) Zuerst Purkinje: Ziva VII roc. Sv. 4; vgl. Prager Vierteljahrsschr. f. prakt. Heilk. Bd. 17/3, S. 91—97. 1860.
[3]) Rostosky, P.: Philos. Studien Bd. 19, S. 557—598. 1902.
[4]) Halverson, H. M.: Americ. journ. of psychol. Bd. 33, S. 178—212. 1922.
[5]) Hornbostel, E. M. v.: Psychol. Forsch. Bd. 4, S. 88 f. 1923.
[6]) Stewart, G. W.: Physical review (2) Bd. 15, S. 425—431. 1920. — Kunze, W.: Physikal. Zeitschr. Bd. 22, S. 649. 1921.
[7]) Hazelhoff, F. F. u. H. Wiersma: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 97. S. 174. 1925.
[8]) Vgl. Hornbostel, E. M. v.: Psychol. Forsch. Bd. 4, S. 93. 1923.

Schwingungszustand (einer „Phase") befinden, den das nähere Ohr bereits früher durchlaufen hat. Bei einfachen Tönen kehrt derselbe Schwingungszustand — z. B. der Durchgang durch die Ruhelage in der einen Richtung — in gleichen Zeitabständen, nämlich nach jeder ganzen Schwingung, wieder. Ändert sich der Weglängenunterschied von 0 bis zum Betrage einer Wellenlänge (λ), so durchläuft der Phasenunterschied an den beiden Ohren alle möglichen Beträge von der Gleichheit bis zur Entgegengesetztheit (bei $\lambda/2$) und, mit umgekehrtem Vorzeichen, bis zur Gleichheit zurück. Bei solcher Änderung des Wegunterschiedes — die sich z. B. durch teleskopartig ineinander verschiebliche Röhren bequem vornehmen läßt — beobachtet man nun eine kontinuierliche Veränderung der scheinbaren Richtung[1]): das Tonbild wandert von der Mitte auf die Seite des in der Phase vorlaufenden Ohres, geht bei Phasenopposition (Wegunterschied = $\lambda/2$) auf die andere Seite über und kehrt hier zur Mitte zurück, die es bei Phasengleichheit (λ) erreicht. Es scheinen also bestimmten Phasenunterschieden bestimmte Richtungseindrücke zugeordnet zu sein. Daß diese nicht durch gleichzeitig eingeführte und veränderte Stärkeunterschiede bedingt sein können, ergibt sich aus folgenden Tatsachen: Schon in dem angeführten Grundversuch erscheint, wenn der Weglängenunterschied $\lambda/2$ überschritten hat, das Tonbild auf seiten der *längeren* Leitung[2]). Man kann den Reiz auf der Seite der vorlaufenden Phase in sehr hohem Grade schwächen, ohne daß die scheinbare Richtung sich ändert[3]). Diese Tatsache — die für Geräusche ebenso gilt wie für Töne — bildet einen schwerwiegenden Einwand gegen jede Intensitätstheorie; auch der Unterschied von Rechts und Links kann nicht durch das Stärkegefälle bewirkt sein, denn er müßte sonst diesem folgen, auch wenn es dem Weglängenunterschied entgegengerichtet ist. Endlich läßt sich eine kontinuierliche Änderung des Phasenunterschieds bei gleichbleibender Stärke beider Reize herstellen, und auch unter diesen Umständen bleiben die Erscheinungen dieselben wie bei Änderung der Weglängen. Läßt man nämlich von zwei sehr wenig gegeneinander verstimmten Tönen jeden ausschließlich auf ein Ohr wirken, so hört man einen einzigen Ton in der oben beschriebenen Weise im Kreise herumlaufen, und zwar während jeder Schwebungsperiode einmal[4]) („Drehton"). Dabei erfolgt wieder der Durchgang durch die Mitte bei Phasengleichheit, der Seitenwechsel bei Phasenopposition; bei jener tritt aber kein Maximum, bei dieser kein Minimum der Lautheit ein, die Erscheinung ist also von Schwebungen wesentlich verschieden. Bei steigendem Frequenzunterschied der Reize werden die Umläufe des Tonbildes immer schneller, und die Erscheinung nimmt dann einen schwebungsartigen Charakter an, weshalb sie früher für „binaurale Schwebungen" gehalten wurde. Bei genauerer Beobachtung zeigt sich aber, daß man es auch hier nicht mit Stärkeschwankungen zu tun hat und das scheinbare Maximum, im Gegensatz zu echten Schwebungen, mit der Phasenopposition zusammenfällt und nicht mit der Phasengleichheit[5]).

Man hat versucht, die Wirksamkeit der Phasenunterschiede für die Richtungswahrnehmung als eine mittelbare aufzufassen und so die Phasentheorie auf die alteingebürgerte Intensitätstheorie zurückzuführen: die Wellen, die von außen direkt ins Ohr gelangen, sollten mit den Wellen, die durch den Kopfknochen von Ohr zu Ohr geleitet werden, in den peripheren Organen interferieren und hier

[1]) Zuerst S. P. Thompson: Philosoph. mag. (5) Bd. 6, S. 383. 1878; genauer P. Rostosky: Philosoph. Studien Bd. 19, S. 557—598. 1902.

[2]) Argument von A. Lo Surdo: Atti d. reale accad. dei Lincei, rendiconti Bd. 30, S. 125. 1921.

[3]) Zuerst L. T. More: Philosoph. mag. (6) Bd. 18, S. 308—319. 1909.

[4]) Zuerst S. P. Thompson 1878; genauer Rostosky 1902.

[5]) Hornbostel, E. M. v.: Psychol. Forsch. Bd. 4, S. 72. 1923.

Schwebungen geben, deren zeitlicher Verlauf mit dem der Drehtöne zusammenstimmte[1]). Diese Annahme, deren physikalische Voraussetzungen schon bedenklich sind[2]), erweist sich als unmöglich durch folgenden Versuch: Hält man vor die Ohren je zwei miteinander schwebende Stimmgabeln, so bleiben die Schwebungen auf jedem Ohr getrennt, also einohrig, und ergeben nie eine zweiohrige Erscheinung; bei geeigneten Frequenzverhältnissen können *neben* den (einohrigen) Schwebungen (zweiohrige) Drehtöne gehört werden[3]). Wenn also wirklich im Sinne der obigen Annahme in jedem Ohr Schwebungen entstünden, so könnten sie doch nicht die Erscheinung des Drehtons bewirken. Diese zu erklären ist die Intensitätstheorie also außerstande. Zugleich entfällt eine namentlich von Physiologen oft empfundene Schwierigkeit: die Annahme zentraler Schwebungen[4]). Solche gibt es in der Tat ebensowenig wie zentrale Kombinations- und Zwischentöne. So wahrscheinlich aber diese Erscheinungen durch mechanische Vorgänge im peripheren Organ, so wahrscheinlich sind die für das zweiohrige Hören charakteristischen Erscheinungen — Richtungswahrnehmung, Drehtöne — durch nichtmechanische Vorgänge im nervösen Organ bedingt. (Daß die Phasenunterschiede nicht als solche wahrgenommen werden, ist natürlich kein ernsthaft zu nehmender Einwand gegen die Phasentheorie.) Es muß aber etwas dem Phasenunterschied Entsprechendes an den Nervenvorgängen geben und den Gehirnvorgang in einer Hinsicht bestimmen[5]), wenn auch gerade *nicht* durch Überlagerung und Interferenz. Da man sich das zentral-physiologische Geschehen nach Analogie von Schwingungsvorgängen dachte, kam man zu der Folgerung: der Grad der Seitlichkeit der scheinbaren Richtung entspreche dem Grad der Deformation, die eine Sinuswelle durch Überlagerung einer zweiten je nach dem Phasenunterschied erleidet[6]). Diese Deformation ist bei Phasenunterschieden von $\lambda/4$ (und $^3/_4\,\lambda$) am größten; bei Phasenunterschieden von 0 (oder λ) ist sie 0; bei $\lambda/2$ freilich löschen die Wellen sich aus, die Nervenprozesse nicht, aber diese sollen ja auch nur Schwingungsvorgängen analog, aber nicht selbst solche sein. Beobachtet hatte man bei $\lambda/2$ Seitenwechsel, undeutlichere Lokalisation in der Mitte oder zwei Töne rechts und links zugleich[7]). Die Drehtöne schienen eine vollkommen geschlossene Kreisbahn zu beschreiben, und so lag es nahe, die scheinbaren Richtungen (φ) den Phasenunterschieden (P) so zuzuordnen, wie es Abb. 136 veranschaulicht, in der jene als Ordinaten, diese als Abszissen angenommen und die scheinbaren Winkel der rechten Seite nach oben, die der linken Seite nach unten aufgetragen sind (0° = Mitte, 90° = Ohrenachse).

Die Phasentheorie entspricht den Anforderungen, die an eine Theorie des Richtunghörens zu stellen sind, viel besser als die Intensitätstheorie: Reiz und Erscheinung sind einander eindeutig zugeordnet, die Erscheinungen stellen sich klar und gesetzmäßig ein, auch wenn experimentell die Phasenunterschiede allein, getrennt von allen anderen Faktoren, verändert werden. Allein — entsprechen die scheinbaren Richtungen auch den objektiven, in denen die Ton-

---

[1]) Rostosky 1902; Myers, C. S. u. H. A. Wilson: Proc. of the Roy. Soc. of London, Ser. A. Bd. 80, S. 260. 1908.

[2]) Rayleigh, Lord: Proc. of the Roy. Soc. of London, Ser. A. Bd. 83, S. 61. 1910. — Lane, C. E.: Physical Rev. (2) Bd. 26, S. 401. 1925.

[3]) Hornbostel, E. M. v.: Psychol. Forsch. Bd. 4, S. 75 (Vers. 7), 80 ff. (Vers. 15, 17). Vgl. auch S. 97.

[4]) Zuerst H. W. Dove: Repert. d. Physik Bd. 3, S. 404. 1839. — R. Ewald: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 57, S. 80. 1894.

[5]) Ähnlich schon Lord Rayleigh: Philosoph. mag. (6) Bd. 13, S. 214. 1907.

[6]) More, L. T. u. H. S. Fry: Philosoph. mag. (6) Bd. 13, S. 452. 1907.

[7]) Rostosky, P.: Philos. Studien Bd. 19, S. 557—598. 1902.

quelle stehen muß, um an den Ohren die betreffenden Phasenunterschiede zu erzeugen? Beim natürlichen Hören entspricht jeder Stellung der Schallquelle ein bestimmter Wegunterschied zum einen und anderen Ohr; welcher Phasenunterschied an den Ohren entsteht, ist aber, bei gleicher objektiver Richtung (und folglich gleichem Wegunterschied) von der Wellenlänge abhängig. Befindet sich die Quelle z. B. in der Ohrenachse rechts, so kann der Ton nach der Phasentheorie nur dann in 90° rechts erscheinen, wenn seine Viertelwellenlänge dem Umweg um den Kopf zum linken Ohr genau entspricht. Ist der Umweg kleiner als $\lambda/4$, der Ton also tiefer, so muß er unter einem kleineren Winkel erscheinen; ist, bei höheren Tönen, der Umweg größer als $\lambda/2$, so müßte der Ton links, ist der Umweg gleich λ, so müßte er wieder in der Mitte gehört werden. Der Phasenunterschied würde uns daher bei höheren Tönen nicht nur über die Winkelrichtung, sondern sogar über Rechts oder Links täuschen, und deshalb, meinte Lord Rayleigh, könne er nur bei tiefen Tönen wirksam sein, bei höheren Tönen

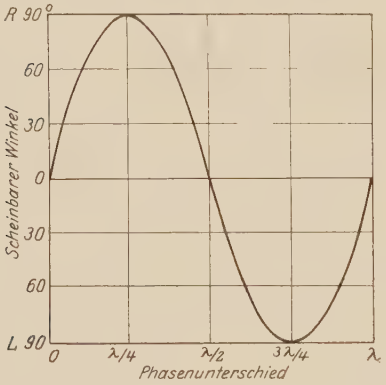


Abb. 136. Abhängigkeit des scheinbaren Winkels vom Phasenunterschied. (Ältere Lehre).

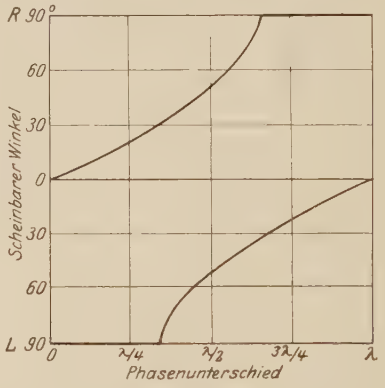


Abb. 137. Abhängigkeit des scheinbaren Winkels vom Phasenunterschied. (Neue Lehre).

(oberhalb 512) dagegen der Intensitätsunterschied, der glücklicherweise gerade bei den Wellenlängen bedeutend genug würde, wo jener uns im Stiche läßt[1]). Die Überlegungen, die den Geltungsbereich der Phasentheorie von vornherein so einschränkten, werden ihr aber überhaupt verhängnisvoll; denn die scheinbare Richtung wäre, wenn sie eindeutig vom Phasenunterschied abhinge, der objektiven Richtung überhaupt nicht mehr eindeutig zugeordnet, sondern bei jeder Frequenz anders, und nur bei einer einzigen Frequenz richtig. Würde man in der Ohrenachse eine Stempelpfeife aufstellen und, von einem sehr tiefen Ton ausgehend, die Tonhöhe kontinuierlich steigen lassen, so müßte das Tonbild von einem Punkt nahe der Mitte aus im Kreise wandern, wie ein Drehton. Dies ist aber tatsächlich nicht der Fall — der Ton erscheint von vornherein in 90° und bleibt da bei Steigerung der Frequenz (bis zu etwa 800 Schwingungen, s. u.). Genauere Beobachtungen[2]) haben nun gezeigt, daß die in Abb. 136 dargestellte Zuordnung nicht zutrifft: das Tonbild kehrt bei Phasenunterschieden (P) zwischen $\lambda/4$ und $\lambda/2$ nicht zur Mitte zurück, auch erreicht es 90° nicht bei einem für alle Tonhöhen gleichen, sondern bei einem um so größeren P, je höher die Frequenz

[1]) Rayleigh, Lord: Philosoph. mag. (6) Bd. 13, S. 214. 1907.

[2]) Bowlker, T. J.: Philosoph. mag. (6) Bd. 15, S. 318. 1908. — Stewart, S. W.: Physical review (2) Bd. 15, S. 432. 1920. — Halverson, H. M.: Americ. journ. of psychol. Bd. 33, S. 178. 1922.

ist; es bleibt dann bei 90° bis zu einem P von $\lambda/2$ und verschwindet, während ein Tonbild auf der anderen Seite in 90° auftaucht und hier zur Mitte zurückwandert, die es bei $P = \lambda$ erreicht. Veranschaulichen wir diesen Befund wieder in der Art der Abb. 136, so erhalten wir zwischen 0 und λ zwei Kurvenäste, die mit steigender Frequenz sich mehr und mehr einandernähern, bei etwa 800 Schwingungen ($\lambda = 42$ cm) mit ihren höchsten Werten ($\varphi = 90°$) in derselben Ordinate ($\lambda/2$) zusammenfallen, sich dann übereinanderschieben (Abb. 137 gilt für etwa 1000 Schwingungen) und endlich bei etwa 1600 Schwingungen ($\lambda = 21$ cm) das ganze Gebiet von 0 bis λ gleichzeitig überspannen. In der Nachbarschaft von $\lambda/2$ kann man stets zwei Tonbilder gleichzeitig bemerken, in symmetrischer Lage rechts und links, aber nur bis zu (etwa) 800 Schwingungen hinauf bei 90°; von da an wird der Winkel mit steigender Tonhöhe immer kleiner, und bei (etwa) 1600 fallen beide Tonbilder in der Mediane in eins zusammen. Noch höhere Töne erscheinen immer in der Mediane, wo die Tonquelle auch stehen mag, vorausgesetzt, daß der Ton stark genug ist, um den Kopfschallschatten zu überwinden und beide Ohren gleichzeitig zu erregen. Die scheinbare Richtung stimmt also für Frequenzen oberhalb 800 nicht mehr mit der wirklichen überein, und, sofern zweiohrig gehört wird, läßt uns das Stärkegefälle auch hier, in dem letzten Zufluchtswinkel der Intensitätstheorie, im Stich.

(Die Versuche werden am bequemsten durch Längenänderung in den Leitungen ausgeführt; man erhält aber dieselben Ergebnisse auch mit elektromagnetischen Sirenen oder bei Drehtönen, also unter strengem Ausschluß von Stärkegefällen. Vor allem aber kann man die falsche Lokalisation hoher Töne oft beim natürlichen Hören an Vogelpfiffen beobachten: die hohen Töne springen aus der Melodie heraus in eine andere Richtung.)

Die — bei Tönen ziemlich schwierigen — Beobachtungen stimmen mit recht guter Annäherung zu den Berechnungen der Phasenunterschiede, die physikalisch an den beiden Ohren entstehen, wenn Sinuswellen verschiedener Wellenlänge aus den verschiedenen Richtungen eintreffen[1]). Das heißt, man kann — abgesehen von den erwähnten Einschränkungen — die bei bestimmten Phasenunterschieden und Frequenzen unter künstlichen Laboratoriumsbedingungen beobachteten scheinbaren Richtungen den objektiven Richtungen gleichsetzen, in denen beim natürlichen Hören die Tonquelle stehen würde.

Zusammenfassend lassen sich folgende gesetzmäßigen Beziehungen zwischen scheinbarer (oder wirklicher) Richtung und Phasenunterschied aufstellen:

1. Die Richtung liegt auf seiten der vorlaufenden Phase.

2. Der Winkel zur Mediane (φ) wächst mit zunehmendem Phasenunterschied (P), und zwar bei allen Frequenzen in derselben Weise: die Kurve, die diese Beziehung darstellt, ist eine Sinuskurve ($P = k \cdot \sin \varphi$).

3. Der einem bestimmten Winkel zugeordnete Phasenunterschied wächst proportional der Frequenz. Z. B. die für 1000 Schwingungen gezeichnete Kurve (Abb. 137) wird zur Kurve für 500 Schwingungen, wenn wir den Abszissenmaßstab verdoppeln — also $\lambda'/4$ an die Stelle von $\lambda/2$ setzen usf. — und den unteren Kurvenast parallel zu sich selbst nach rechts — um die (alte) Länge λ — verschieben. Das heißt aber nichts anderes als: nicht nur die Form, auch *die absolute Größe* der beiden Kurvenäste bleibt bei allen Frequenzen dieselbe, wenn wir als Maßstab für die Abszissen nicht Bruchteile von Wellenlängen, sondern ein absolutes Maß (cm) einführen. Tun wir das, dann zeigt sich:

4. Dem Winkel 90° entspricht eine Abszisse von 21 cm (im oberen Kurvenast; im unteren $\lambda - 21$ cm).

[1]) Stewart, G. W.: Physical review (2) Bd. 4, S. 252—258. 1914. — Hartley, R. V. L.: Ebenda (2) Bd. 13, S. 373. 1919.

Anm. Die Sätze 3 und 4 sind durch neue, noch unveröffentlichte *Versuche* gesichert. Zu den *Berechnungen* Hartleys stehen sie in Widerspruch[1]). Die Sinusform der Kurve (Satz 2) läßt sich bei Tönen experimentell schwer nachweisen: die Streuung der Werte ist groß, besonders bei großen Winkeln, bei kleinen Winkeln unterscheidet sich die Sinuskurve kaum von einer Geraden. Die Annahme einer Sinuskurve rechtfertigt sich durch Versuche mit Geräuschen und stimmt auch zu den Berechnungen Stewarts und Hartleys.

Nach Satz 3 ist somit jede scheinbare Richtung nicht mehr einem bestimmten Phasenunterschied, sondern einem bestimmten absoluten Weglängenunterschied zugeordnet. Diesen in Bruchteilen der jeweiligen Wellenlänge, also als Phasenunterschied auszudrücken, ist bei einfachen Tönen zwar noch möglich, aber überflüssig und irreführend. Denn durch die jetzt festgestellte Beziehung scheidet der Phasenunterschied als wirksames Reizmoment eben aus; wir müssen uns nach einem anderen Faktor umsehen und die faktisch aufgegebene „Phasentheorie" dementsprechend umtaufen.

Jede Phasentheorie ist ihrer Natur nach auf einfache Töne beschränkt. Sie kann eine Erklärung nur geben für etwas biologisch gänzlich Belangloses und muß von vornherein darauf verzichten, die lebenswichtige und auch viel bessere Richtungswahrnehmung von Geräuschen einzubeziehen. Denn mag man auch in einer Geräuschwelle einen Abschnitt, der zwischen „gleichen" (momentanen) Schwingungszuständen liegt, als „Wellenlänge" bezeichnen, so ändert sich doch diese „Wellenlänge" von Augenblick zu Augenblick in mehr oder minder unregelmäßiger Weise und kehrt, wenn überhaupt, keinesfalls periodisch wieder. Eine Geräuschwelle ist nicht durch einen herausgreifbaren Verlaufsteil, sondern nur durch ihren Ganzverlauf charakterisiert. Und wenn der einzelne momentane Schwingungszustand, die „Phase", wiederkehrt, so ist er jetzt in einen andersartigen Verlauf eingebettet, und insofern ist jede Phase jeder anderen ungleich. Wenn sich daher zwei identische Geräuschwellen zeitlich gegeneinander verschieben, so ist der zeitliche Abstand der beiden Ganzverläufe ein *eindeutiges* Maß der Verschiebung. Bei einfachen Sinuswellen dagegen ist jede zeitliche Konstellation mehrdeutig: läuft die erste Welle der zweiten um eine Viertelschwingung vor, so läuft sie ihr zugleich um $^3/_4$ Schwingungen nach; und dieselbe Verschiebung kommt zustande, wenn der Zeitabstand um beliebig viele Ganzschwingungszeiten vergrößert wird. Aus der schärferen Charakteristik der Geräusche folgt, daß sie stärker gegenständlich erscheinen und besser lokalisiert werden.

Die zeitliche Verschiebung der Schwingungsverläufe an den Ohren ist nun der letzte Faktor, der als adäquater Reiz für die Erscheinungen des Richtunghörens in Anspruch genommen werden kann[2]), nachdem alle anderen Annahmen versagt haben. Die oben für Töne aufgestellten Sätze bleiben gültig, wenn an Stelle des Phasenunterschieds P überall der Zeitunterschied t eingesetzt wird. Sie gelten dann allgemein, auch für Geräusche. (Die quantitativen Beziehungen sind zuerst mit Geräuschen, bei denen die Erscheinungen deutlicher und die Richtungsbestimmungen schärfer sind, ermittelt worden.) An die Stelle der „Phasentheorie" ist damit die „Zeittheorie" getreten.

Die Versuche macht man wieder am bequemsten mit einer vergabelten Leitung, in deren beide Zweige Teleskopröhren mit cm-Teilung eingefügt sind. Der Schall muß möglichst punktförmig, möglichst weit *außerhalb des Kopfes* und vorn erscheinen; präzise, nicht zu laute Geräusche (Metronomschläge, Schütteln einer halbvollen Streichholzschachtel,

[1]) Fry, Th. C.: Physikal. Zeitschr. Bd. 23, S. 273. 1922. Vgl. Jahresber. üb. d. ges. Physiol. 1922. S. 392.

[2]) Zuerst A. Mallock (Philosoph. mag. (6) Bd. 13. 1907), der den Gedanken aber nicht weiter verfolgte; dann v. Kries, J.: Dtsch. Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. 47/48, S. 352. 1913; über die grundlegenden Versuche 1915 vgl. v. Hornbostel u. Wertheimer: Berlin. Ber. 1920, S. 388. Ferner: Jahresber. üb. d. ges. Physiol. 1920, S. 294; 1922, S. 389 ff.

Sprachlaute u. dgl.) sind die besten. Außenschall ist streng zu vermeiden, man führt die Leitungen zweckmäßig durch die Wand ins Nebenzimmer. Ohrkappen sind besser als Oliven. Die Leitungen dürfen nicht zu eng sein, keine scharfen Knicke haben. Die Anlage sollte rechts und links symmetrisch sein.

Bei gleicher Weglänge erscheint der Schall in der Mitte. Wird die eine Leitung verkürzt, so wandert er auf diese Seite, und zwar erscheint er eben seitlich bei einem Weglängenunterschied (Δs) von $^1/_2$ bis 1 cm (Zeitverschiebung 15 bis $30 \cdot 10^{-6}$ Sek.) — Mittenschwelle — und extrem seitlich ($\varphi = 90°$) bei 21 cm ($63 \cdot 10^{-5}$ Sek. = „k“). [Die extrem seitliche Richtung erscheint nicht in der Ohrenachse, sondern etwas weiter vorn[1])]. Dazwischen genügt der scheinbare Winkel (φ) der Beziehung: $\sin\varphi = \frac{\Delta s}{k}$. Eben unterscheidbar sind Richtungen, wenn die Wegunterschiede um $^1/_2$ bis 1 cm differieren; der eben merkliche Winkelunterschied wächst also von der Mitte (wo er $1^1/_2$ bis 3° beträgt) zur Seite (12 bis 18°)[2]). Wird der Wegunterschied größer als 21 cm, so bleibt das Schallbild auf seiten der kürzeren Leitung, kommt aber näher ans Ohr heran und nähert sich in der Erscheinungsweise einohrig gehörtem Schall: es verliert an Umrißschärfe, Dichte und Gegenständlichkeit.

Ein der Zeitverschiebung entgegengerichtetes Stärkegefälle beeinflußt die Erscheinungen bei Geräuschen ebenso wenig wie bei Tönen. Man erhält ferner die gleichen Erscheinungen, wenn man die Zeitverschiebung nicht durch Weglängenunterschiede, sondern unmittelbar und vollkommen isoliert ändert.

Einwandfrei ist folgendes Verfahren: Ein Knall wird auf dem Poulsonschen Telegraphon mit *zwei* Elektromagneten gleichzeitig aufgenommen, die parallel an einem Mikrophon liegen; die Wiedergabe erfolgt aber durch zwei getrennte Telephonkreise und der eine Polschuh wird gegen den feststehenden andern kontinuierlich verschoben. Man kann so die Zeitverschiebung sehr stark vergrößern, während die beiden Reize einander vollkommen gleich bleiben. Bei einem Zeitunterschied (Δt) von etwa 2 bis 3 σ zerreißt die bis dahin einheitliche zweiohrige Erscheinung: es taucht in oder nahe vor dem zu zweit gereizten Ohr ein charakteristisch einohriger Schall auf, der zuerst leise, dann deutlicher, simultan mit dem anderen gehört wird (bis Δt etwa $= 22\,\sigma$)[3]); weitere Vergrößerung des Zeitunterschiedes führt über Scheinbewegung — Überspringen von Ohr zu Ohr — und Doppelschlag zum deutlich getrennten Nacheinander („Zeitschwelle“, bei etwa 60 σ). Vermutlich ist erst hier der Zerfall in zwei getrennte Prozesse vollständig, auch der durch den ersten Reiz erregte Prozeß rein einohrig. Wunderlicherweise hat man auch hier wieder den (oben schon mehrmals erwähnten) Denkfehler gemacht und gemeint, eine Zeitverschiebung, die zu klein ist, um als Nacheinander wahrgenommen zu werden, könne physiologisch überhaupt nicht wirksam sein und keinerlei neue Erscheinungen hervorrufen[4]). Als ob nicht analoge Fälle dem Physiologen täglich begegneten — aus einem Klang nicht heraushörbare Teiltöne bestimmen doch die Klangfarbe, verraten sich durch Schwebungen mit hinzugebrachten Stimmgabeln; der Abstand von Zirkelspitzen, deren Zweiheit nicht mehr erkannt wird, bestimmt doch die Breite des Tasteindruckes usw. Auch wirken Zeitverschiebungen bei zweiohrigen Dauergeräuschen (und -tönen) genau so, wie bei Knällen, und da gibt es natürlich überhaupt kein wahrnehmbares Nacheinander. — Die Feinheit der „Mittenschwelle“ ermöglicht eine bequeme und sehr genaue Messung kleiner Zeitverschiebungen, und so wird das Richtunghören zu einem brauchbaren Hilfsmittel des Physikers (z. B. zur Bestimmung der Schallgeschwindigkeit in verschiedenen Medien[5]).

Da die Zeitverschiebung der Schallgeschwindigkeit (c) in dem leitenden Medium verkehrt proportional ist $\left(\Delta t = \frac{\Delta s}{c}\right)$ läßt sich die Grundannahme

[1]) Berlin. Ber. 1920, S. 389[3]; vgl. Psychol. Forsch. Bd. 6, S. 425. 1925.

[2]) Diese Werte stimmen gut zu den von früheren Beobachtern angegebenen.

[3]) Nach noch unveröffentlichten Versuchen, die Prof. K. Koffka auf meine Bitte anstellen ließ.

[4]) Klemm, O.: Ber. üb. d. VI. Kongr. f. exp. Psychol. 1914, S. 230. — Kreidl u. Gatscher: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 200, S. 366. 1923.

[5]) Reich, M.: Verhandl. d. dtsch. phys. Ges. (3) Bd. 4, S. 24—25. 1923.

der „Zeittheorie“ auch entscheidend prüfen, indem man die Schallgeschwindigkeit allein ändert; dann muß sich auch der scheinbare Winkel (bei gleichem Wegunterschied oder gleicher objektiver Richtung) entsprechend ändern; und die scheinbare Richtung muß unverändert bleiben, wenn man den Wegunterschied proportional der Schallgeschwindigkeit vergrößert oder verkleinert. Diese Folgerungen aus der Theorie haben sich in vielfachen Versuchen quantitativ genau bestätigt. Mit unter Wasser getauchtem Kopf hört man einen Schall, der aus 90° seitlich kommt, unter einem Winkel von nur etwa 15°, weil die Schallgeschwindigkeit etwa viermal größer ist als in Luft, die Zeitverschiebung also viermal kleiner[1]). Sehr zahlreiche Bestätigungen hat diese Gesetzmäßigkeit durch die praktische Verwendung des Richtunghörens unter Wasser in der Schiffahrt erfahren. Sie hat sich ferner bewährt bei Schalleitung durch feste Körper [Holz, Eisen[2])] sowie bei Änderung der Schallgeschwindigkeit mit der Temperatur[3]).

Ist somit erwiesen, daß die Zeitverschiebung allein die scheinbare Richtung bestimmt und daß bestimmten absoluten Beträgen des Reizes (Δt) bestimmte Erscheinungen (scheinbare Winkel φ) eindeutig zugeordnet sind, so bleibt zu untersuchen, wie die Versuchsergebnisse mit den Beobachtungen beim natürlichen Hören zusammenstimmen. Die physikalischen Zeitverschiebungen Δt sind einfach proportional den Wegunterschieden von der Quelle zum einen und anderen Ohr. Der Wegunterschied ändert sich nicht, wenn die Quelle auf einer Hyperbel bewegt wird; von dem Punkt an, wo die Hyperbel von ihrer Asymptote praktisch ununterscheidbar wird, kann sich die scheinbare Richtung mit der Entfernung der Quelle nicht mehr ändern, wenn die Quelle auf der Asymptote bewegt wird. In welcher Entfernung vom Kopfmittelpunkt des Beobachters liegen nun die Grenzpunkte? Berechnet man für verschiedene Wegunterschiede (also verschiedene objektive Richtungen) unter Annahme einer Unterschiedsempfindlichkeit von 1 cm (s. o. S. 613) die Punkte und verbindet sie zu einer Kurve, so fällt diese Kurve noch in den erwachsenen Menschenschädel hinein, wenigstens in den beiden vorderen Quadranten, auf die es hauptsächlich ankommt. Praktisch kann man also immer die Asymptote für die Hyperbel setzen, auch wenn die Schallquelle in nächster Nähe des Beobachters steht. Die scheinbare Richtung ist somit unabhängig von der Entfernung, wie es auch die Beobachtung ergibt. Die Welle wirkt immer so, als ob sie aus unendlicher Entfernung käme, also eben wäre. Beobachtet man mit künstlichen Empfängern, die im Abstand von 21 cm ($= k$) voneinander stehen, so erhält man dieselben scheinbaren Richtungen wie mit freien Ohren. Wir können diese also durch jene ersetzt denken, die Welle als eben annehmen und der Abb. 138 unmittelbar entnehmen, daß die entstehende physikalische Zeitverschiebung dem Sinus des Einfallswinkels proportional ist: $\Delta s = k \cdot \sin\varphi$; experimentell aber hatten wir gefunden, daß der scheinbare Winkel zu der Zeitverschiebung in derselben Beziehung steht wie hier der wirkliche. Die wahrgenommene Richtung entspricht also der wirklichen, und als wirksamer Umweg von Ohr zu Ohr muß die Länge $k = 21$ cm gelten. Ihr entspricht die größte Zeitverschiebung, die beim natürlichen Hören vorkommen kann, und bei der unter allen Umständen der größte Seitenwinkel (90°) erreicht wird. Bei künstlicher Vergrößerung der Zeitverschiebung über diesen Grenzwert hinaus verliert der wahrgenommene Schall an Gegenständlichkeit (s. o. S. 613), und die Erscheinungen werden überhaupt verwaschener und labiler („Überwinkel“).

[1]) Kunze, H.: Physikal. Zeitschr. Bd. 22, S. 649. 1921.

[2]) Stefanini, A.: Cimento (6) Bd. 23, S. 5. 1922; vgl. dazu Jahresber. üb. d. ges. Physiol. 1922, S. 394.

[3]) Klemm, O.: Arch. f. d. ges. Psychol. Bd. 40, S. 117. 1920.

Innerhalb des Bereiches der natürlichen, adäquaten Reize läßt sich die Richtungsbestimmung durch künstliche Vergrößerung der Zeitverschiebung verfeinern. Bringt man zwei Empfänger in den Abstand b ($> k$), so wird der scheinbare Winkel φ gegenüber dem wahren α vergrößert, und man kann Richtungen noch unterscheiden, die für die freien Ohren zusammenfallen. Der wahre Winkel ergibt sich aus dem scheinbaren durch die Beziehung $(\Delta s =) b \sin \alpha = k \sin \varphi$ (Abb. 138). Bei der praktischen Verwendung dieser Einrichtung — zur Lokalisation von Geschützen, Flugzeugen, Schiffen, Unterwassersignalen usw. — hat sich die für die Zeittheorie grundlegende Abhängigkeit und die experimentell ermittelte Größe der Konstanten k immer wieder bestätigt.

Es liegt nahe, in dem Grenzwert k ein anthropologisches Maß zu sehen, und tatsächlich fällt er sehr nahe mit dem kürzesten Weg von Ohr zu Ohr, dem um den Hinterkopf (Nacken), zusammen. (Wie groß die Variabilität ist, müssen künftige Messungen erst ergeben.) Die Beziehung der Erscheinungen zu den Zeitverschiebungen können aber nicht erst das Ergebnis individueller Erfahrung sein. Dagegen spricht — außer den oben (S. 602 f.) angestellten allgemeinen Überlegungen — die Tatsache, daß zwei verschiedene Zeitverschiebungen zusammen wie eine mittlere wirken.

Man leitet den Schall zu jedem Ohr von zwei Empfängern aus (Doppelbasis) oder durch je zwei (vergabelte und wieder vereinigte) Leitungen, in denen (im ganzen 4) Teleskopröhren liegen. Man hört die mittlere Richtung, entsprechend der Beziehung:

$$\frac{\Delta s_1 + \Delta s_2}{2} = \frac{k(\sin \varphi_1 + \sin \varphi_2)}{2} = k \sin \varphi_m .$$

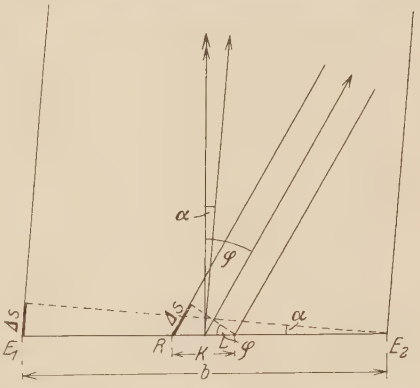


Abb. 138. Künstliche Vergrößerung des scheinbaren Winkels.

Dieser Fall ist nur unter künstlichen Bedingungen herzustellen, und keinerlei Erfahrung des natürlichen Hörens könnte das Versuchsergebnis vorbereiten. Die physiologischen Funktionen entwickeln sich aber zusammen mit den Organen und dem ganzen Körper und sind offenbar bei jeder Tierart auch den Körpermaßen angepaßt. So bringen kleine Tiere Laute von kleiner Wellenlänge hervor, Vögel z. B. auch Klänge, die über der menschlichen Hörgrenze liegen, die sie selbst aber wohl hören müssen. Man muß daher annehmen, daß der Wert von k mit der Kopfbreite von Art zu Art variiert, also keine allgemeine Konstante der Nervenvorgänge, wohl aber für jede Tierart eine Konstante ist. Ob auch die Größe der Zeitverschiebung, die für die Unterschiedsempfindlichkeit maßgebend ist, sich mit der Körpergröße ändert, also die Richtungswahrnehmung bei allen hörenden Tieren annähernd gleich genau ist oder nicht, läßt sich von vornherein nicht sagen, könnte aber durch Tierversuche entschieden werden. (Biologisch wäre freilich schwer begreiflich, warum der Elefant eine feinere, der Vogel eine sehr viel schlechtere Richtungserkennung haben sollte als der Mensch.)

Die Versuchsergebnisse, die zur Aufstellung der Zeittheorie geführt haben, stimmen also, auch quantitativ, zu allen Tatsachen der natürlichen Richtungswahrnehmung. Die Bedenken, die der Intensitäts- und der Klangfarbentheorie entgegenstehen, fallen für die Zeittheorie fort. (Der wichtigste Einwand ist: künstliche Änderung des Klangfarben- oder Stärkenunterschieds allein bewirkt keine solchen Änderungen der Erscheinungen wie sie beim natürlichen Richtunghören beobachtet werden.) Das Hauptbedenken gegen die — von einer ursprünglichen unzutreffenden Annahme befreiten — Phasentheorie: daß sie ihrer Natur nach nur auf Töne anwendbar ist, erledigt sich dadurch, daß sie nur mehr als Sonderfall der Zeittheorie erscheint und somit tatsächlich als besondere Theorie nicht mehr besteht.

Wahrnehmung der Schallentfernung.

Das Problem der akustischen Entfernungswahrnehmung ist viel schwieriger als das der Richtungswahrnehmung, und es ist bisher noch keine Theorie aufgestellt worden, die als Lösung gelten könnte. Schon dies deutet darauf hin, daß die Faktoren, die als adäquate Reize für scheinbare Entfernungen wirken, und ihre gesetzmäßige Zuordnung zu den Erscheinungen hier weniger einfach sind. Wir schicken wieder die wichtigsten Tatsachen, mit denen sich die Theorie abzufinden hat, voraus.

1. Die Entfernungswahrnehmung ist zweiohrig besser als einohrig[1]), aber einohrig nicht gänzlich anderer Art.

2. Die Entfernungswahrnehmung ist besser für Geräusche als für Klänge oder gar für einfache Töne.

3. Die Entfernungswahrnehmung ist in der Medianebene ebenso gut (oder besser) als in der Ohrenachse und hier und dort nicht wesentlich verschiedener Art.

4. Die Entfernungswahrnehmung ist in der Nähe recht genau; die Genauigkeit nimmt aber mit der absoluten Entfernung schnell ab.

5. Es können gleichzeitig die Entfernungen verschiedener Schälle wahrgenommen werden.

6. Künstlich erzeugte zweiohrige Schallbilder (z. B. Töne verteilter Gabeln) erscheinen, wenn der Schall nicht zu laut ist, in der Mediane in einer Entfernung von etwa 1 bis $1^1/_2$ m.

Physikalisch ändern sich mit der Entfernung der Quelle zwei Momente: die Stärke und die Wellenform. Man hat daher meist die eine oder die andere, oder beide für die Faktoren gehalten, die der Entfernungswahrnehmung zugrunde liegen. Was oben gegen das Lernen durch Erfahrung gesagt wurde (S. 602f.), gilt auch hier: Wir sind gegenüber unbekannten Schällen, von deren persönlicher Lautheit und Farbe wir keine Ahnung haben, keineswegs ratlos, sondern hören ihre Entfernung ebenso sicher und genau, wie die unserer alten Bekannten. Auch *hören* wir die Entfernung ebenso unmittelbar wie Lautheit und Farbe und schließen nicht erst aus diesen auf jene. Dennoch könnten sich mit der Stärke und Wellenform die Nervenvorgänge nicht in den Hinsichten allein ändern, die als Lautheit und Farbe erscheinen, sondern zugleich in einer anderen Hinsicht, die als Entfernung erscheint.

Diese Veränderung müßte in ihrem Ausmaß sich nach dem Maß richten, in dem sich die Stärke und Wellenform mit der objektiven Entfernung der Quelle ändern, und es wäre sehr wohl möglich, daß der „Entfernungsparameter" des Nervenvorgangs sich bei gleicher Reizänderung ausgiebiger ändert als die beiden anderen. Tatsächlich sind wir empfindlicher für Unterschiede der Entfernung als für die mit ihnen zugleich gegebenen Unterschiede der Stärke[2]). Als Einwand gegen die Annahme der Stärke als Entfernungsreiz kann dieser Befund aber nicht gelten. Dagegen sollte man erwarten, daß ein ferner stärkerer Schall näher erscheine als ein naher schwächerer, und man durch Änderung der Stärke allein eine Änderung der Entfernung leicht vortäuschen könne. In der näheren Umgebung des Kopfes — innerhalb 1,5 m — irrt man sich aber nie[3]), erst bei größeren absoluten Entfernungen kommt es zu solchen Täuschungen[4]). Da wir aber gerade in der Nähe für Entfernungsunterschiede am empfindlichsten sind, ist eine einfache Abhängigkeit der scheinbaren Entfernung von der Reizstärke nicht annehmbar.

Mit der (absoluten) Schallfarbe verhält es sich analog. Durch Verlust von „Komponenten", namentlich kurzwelligen, vereinfacht sich die Wellenform,

[1]) Werner, H.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Erg.-Bd. 10, S. 75. 1922.
[2]) Werner, H.: Grundfragen der Intensitätspsychologie. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Erg.-Bd. 10, S. 77ff. 1922.
[3]) Kries, J. v.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 1, S. 246ff. 1890.
[4]) Pierce, A. H.: Studies in Auditory and Visual Space Perception, S. 169f. London 1901.

je weiter der Schall wandert: die Schallfarbe wird mit der Entfernung milder. Aber wieder täuscht man sich (in der näheren Umgebung) nicht über die Entfernungen, wenn man einen nahen milden mit einem fernen scharfen Schall vergleicht[1]). Und wenn auch die Entfernungswahrnehmung für möglichst einfache Klänge (Stimmgabeln) schlechter ist als für prägnante Geräusche, so bleibt sie doch auch für jene noch erstaunlich gut und die Unterschiedsempfindlichkeit bei beiden Schallarten durchaus vergleichbar. Man kann z. B. eine Stimmgabel sehr genau in die Entfernung einstellen, die durch ein Rasselgeräusch angegeben wird. Die Änderungen der Wellenform mit der objektiven Entfernung müßten also, damit eine eindeutige Zuordnung von Reiz und Erscheinung möglich wird, für alle Schallarten nicht nur der Art, sondern auch dem Wirkungsgrad nach gleich sein, und das ist schwer vorstellbar.

Eine dritte Annahme geht von der Abhängigkeit der *subjektiven* Schallfarbe von der Reizstärke aus[2]). Wird ein Schall unverzerrt verstärkt, d. h. die Amplitude vergrößert ohne Änderung der Wellenform, so erhalten in der Schnecke die tieferen Komponenten auf Kosten der höheren das Übergewicht (also gerade umgekehrt wie bei der Änderung der Wellenform durch die Schallausbreitung!): jene „verhüllen" diese um so mehr, je stärker der Schall ist. Genauer und quantitativ sind diese Verhältnisse erst in jüngster Zeit untersucht worden[3]), und ihre Bedeutung für die Theorie der Entfernungswahrnehmung läßt sich noch nicht abschätzen. Aber eingehende Berücksichtigung verdienen sie auf jeden Fall. Schon Mach hat durch Drucksteigerung im Gehörgang, wobei die Wirksamkeit der tieferen Komponenten herabgesetzt wird, künstlich eine Änderung der scheinbaren Entfernung erzeugt: Stimmgabeltöne und Sprachlaute klangen ferner. Worauf die gegenseitige Verhüllung der Teiltöne eines Klanges beruht, wissen wir noch nicht. Es ist aber sehr wahrscheinlich, daß sie bereits im peripheren Organ zustande kommt — werden zwei Töne auf die beiden Ohren verteilt, so tritt die Verhüllung nur ein, wenn der eine Ton so laut ist, daß er nach Überleitung durch die Schädelknochen noch wirksam bleibt —, und es ist anzunehmen, daß der Gesamtvorgang im nervösen Organ durch die jeweilige Energieverteilung sehr wesentlich in seiner Struktur bestimmt wird. Möglicherweise geht der Verhüllungsgrad auch dem scheinbaren Volumen des Schalles parallel, und da ein im übrigen gleicher Schall in der Nähe voluminöser klingt als in der Ferne, ergäbe sich hier wirklich eine Analogie zur optischen Perspektive, auf die schon öfters hingewiesen worden ist (Mach, Pierce).

Für das zweiohrige Hören kann man auch an die Unterschiede der Erregungen des einen und anderen Ohres denken. Es hat sich nun gezeigt[4]), daß jedes Gefälle, gleichgültig ob Stärke-, Frequenz-, Schallfarben- oder Zeitgefälle, eine scheinbare Annäherung des Schalles bewirkt, die um so bedeutender ist, je steiler das Gefälle. Vergrößerung des Gefälles läßt in allen Fällen — nicht nur bei der Zeitverschiebung (s. o. S. 613) — die einheitliche zweiohrige Erscheinung zurückgehen und schließlich verschwinden, die zwei getrennten einohrigen Erscheinungen hervortreten. Man kann schließen, daß der Steilheit des Gefälles der Grad der Uneinheitlichkeit des Gesamtvorganges im Gehirn und diesem — bei niederen Graden — die scheinbare Nähe des Schallbildes entspricht. So erklärt sich z. B. die Form der Bahn der Drehtöne, die in der Mediane am fernsten erscheinen.

Eine künstliche Änderung der scheinbaren Entfernung kann man auch durch Reflexion erzielen[5]): der Schall klingt näher, wenn man einen (ebenen) Schirm

[1]) Bloch, E.: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 24, S. 25—85. 1893.
[2]) Mach, E.: Poggend. Ann. Bd. 126, S. 331—333. 1865.
[3]) Wegel, R. L. u. C. E. Lane: Physical Review (2) Bd. 21, S. 701. 1923.
[4]) Hornbostel, E. M. v.: Psychol. Forsch. Bd. 4, S. 104ff. 1923.
[5]) Hornbostel, E. M. v.: Psychol. Forsch. Bd. 4, S. 111 ff. 1923.

hinter, und ferner, wenn man ihn vor die Schallquelle bringt. Je größer der Schirm und je näher er an die Quelle gebracht wird, desto bedeutender ist die Wirkung. Von der Schallstärke ist die Erscheinung unabhängig, man kann sie entgegen der Schirmwirkung ändern. Scheinbare Annäherung tritt auch ein, wenn man den Schirm hinter den Kopf des Beobachters bringt, während die Schallquelle vor ihm steht. Die Erscheinungen bleiben dieselben bei möglichst vollkommenem Ausschluß des einen Ohres. — Verengert man die Gehörgangöffnungen, etwa durch in die Ohren gesteckte kurze, nach außen durch eine Blende verschlossene Röhrchen, so klingt der Schall ebenfalls näher; verschließt man die Blende ganz, so klingt der Schall sofort wieder ferner. Verschließt man ein Ohr, bewaffnet das andere mit einer Röhre, in deren Verlängerung die Schallquelle steht, so klingt der Schall um so näher, je länger die Röhre ist; führt sie bis dicht an die Quelle, so hört man den Schall schon unmittelbar vor oder im Gehörgang; schließt das Außenende dicht an einen Kasten, in dem die Quelle eingesperrt ist, so rückt der Schall ins Innere des Schädels. Dort erscheint das Schallbild auch, wenn man zwei Telephone fest an die Ohren drückt; entfernt man sie allmählich, so rückt das Schallbild ebenso allmählich aus dem Kopf hinaus. Dabei kann wieder die Stärke entgegen der Entfernung der Telephone geändert werden[1]). Die Ergebnisse all dieser Versuche lassen sich dahin zusammenfassen: Der Schall erscheint um so näher, je enger der Raum, der Schallquelle und Hörer gemeinsam umschließt, und je vollkommener, lückenloser, dichter er nach außen abgeschlossen ist durch Wände, die den Schall nach innen zurückwerfen. Beim natürlichen Hören geben im Freien der Boden, im Zimmer auch Wände und Decke, immer der Körper des Beobachters, die Ohrmuscheln, Gehörgangwände und Trommelfelle solche reflektierende Begrenzungen. Und je näher die Quelle dem Beobachter, desto enger und verhältnismäßig abgeschlossener ist das in Betracht kommende Schallfeld. Bei einer bestimmten, nicht sehr großen Entfernung werden die Reflexionen am Beobachter unwirksam werden, dann können auch keine Entfernungsunterschiede mehr wahrgenommen werden. Die Bedingungen und Erscheinungen sind also hier einander ebenso zugeordnet wie in den Versuchen.

Welche Änderungen das physikalische Geschehen in diesem Feld mit dem Grade der Abgeschlossenheit und der Reflexion erfährt, welches die — sicher sehr vielfältigen — dabei beteiligten Faktoren und ihre gegenseitigen Abhängigkeiten sind und welcher, wenn auch zusammengesetzte, Faktor endlich der eigentliche „Entfernungsreiz" ist, dies alles bleibt erst noch zu erforschen. Auch über die mechanischen Vorgänge im Ohr läßt sich daher noch nichts Bestimmtes sagen. Die Beobachtung lehrt aber unzweideutig, daß sich zugleich mit der scheinbaren Entfernung auch die Erscheinungsweise des Schalles ändert: er klingt in der Nähe dunkler, voluminöser, weniger einheitlich und weniger scharf umrissen. Ebenso wie in der Nähe gegenüber der Ferne verändert sich die Erscheinungsweise des Schalls in geschlossenen Räumen gegenüber der im Freien, wonach bekanntlich Blinde sich oft erstaunlich gut orientieren. Wir erschließen aber nicht die scheinbare Entfernung erst aus der Erscheinungsweise, sondern hören sie unmittelbar und meist ohne jene zu beachten. Beiden liegt aber derselbe physikalische Faktor zugrunde. Und da sich mit der scheinbaren Entfernung zugleich die Helligkeit und das Volumen im selben Sinne ändern wie bei den Machschen Versuchen (s. o. S. 617), die Einheitlichkeit und Umrißschärfe im selben Sinn wie bei der Wirkung von Gefällen (S. 617), so werden sich die drei Momente: „Luftperspektive", Gefälle und Reflexion letzten Endes vielleicht nur als verschiedene Möglichkeiten des Zustandekommens einer einzigen Bedingung herausstellen, von der die wahrgenommene Schallentfernung abhängt.

[1]) Pierce: Studies in Auditory Space Perception. S. 128.

Pathologische Physiologie des Labyrinths und der Cochlearisbahn.

Von

Hans Rhese

Königsberg.

Innerhalb des Labyrinths können entweder die Labyrinthmembranen, die den Nervenapparat als Stützapparat umhüllen, Ausgangspunkt der Erkrankung sein und dann die nervösen Gebilde sekundär in Mitleidenschaft ziehen, oder aber es kann die Erkrankung in primärer Weise vom peripheren Nervenapparat selbst ausgehen. Den Erkrankungen der Peripherie reihen sich naturgemäß diejenigen des Stammes und der zentralen Hörbahn an, so daß sich in ziemlich selbstverständlicher Weise eine Gliederung in vier Abschnitte ergibt. Jeder dieser vier Abschnitte würde naturgemäß in zwei Unterabschnitte zerfallen, von denen der erste neben allgemein pathologisch-physiologischen und ätiologischen Fragen die für das Verständnis unerläßlichen einschlägigen Tatsachen der Pathologie und pathologischen Anatomie behandelt, während sich der zweite mit den Funktionsstörungen des Cochlearis und der pathologischen Physiologie im engeren Sinne beschäftigt.

I. Die Erkrankungen der Labyrinthmembranen.

1. Sie gliedern sich ungezwungen in die Entzündung und in die genuine Neuroepitheldegeneration des Labyrinths. Die entzündlichen Vorgänge bei der *Labyrinthentzündung* entsprechen im wesentlichen denen der serösen Häute. Nach Steurer[1]) bestehen Beziehungen zwischen pathologischer Pneumatisation des Schläfenbeins und Labyrinthentzündungen, indem von vornherein bei hyperplastischen Schleimhautverhältnissen weit häufiger Labyrinthkomplikationen zu erwarten sind wie bei normaler Schleimhaut; beim Bestehen von hyperplastischen Schleimhautpolstern, -brücken, -segeln und cystischen Abschnürungen in den Fenstern können eitrige Retentionen entstehen und als deren Folgezustand zunächst hydropisch wirkende Substanzen, dann Toxine und Bakterien durch die intakte Fenstermembran übertreten.

Das pathologisch-anatomische Substrat ist teils eine seröse, teils eine eiterige, teils eine sero-fibrinöse Entzündung. Daß es umschriebene seröse Entzündungen gibt, die in isolierter Weise die Pars superior oder inferior ergreifen, nimmt die Mehrzahl der Autoren an. Der Nachweis von Hörvermögen neben vestibulären Symptomen spricht also nicht unbedingt gegen Labyrinthitis, mindestens nicht unbedingt gegen eine beginnende. Bei der Tuberkulose scheint allerdings im Sinne Herzogs die seröse Labyrinthentzündung von

[1]) Steurer: Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 112, H. 3/4. 1925.

vornherein das ganze Labyrinth zu befallen. Gimplinger[1]) spricht allerdings auf Grund eines Falles, der zunächst einer umschriebenen Labyrinthitis glich und sich später doch als diffuse exsudative seröse Labyrinthitis herausstellte, der Tuberkulose eine Ausnahmestellung ab und meint, daß jede sehr langsam fortschreitende Labyrinthitis sich von der Bogengangsläsion aus über einen größeren Abschnitt des Labyrinths ausbreite. Freilich wird die seröse Entzündung nicht durchweg anerkannt. Nach Wittmaack sind akut einsetzende Vermehrungen des Liquor labyrinthi meistens auf gesteigerten Sekretionsreiz zurückzuführen und als *Hydrops labyrinthi* zu bezeichnen (s. I, 2). Steurer[2]) spricht von fließenden Übergängen zwischen Hydrops und Labyrinthitis und hält es daher für zweckmäßig, den Hydrops als „seröse Labyrinthitis" zu bezeichnen. Dem exsudativen Stadium der Labyrinthitis folgt als zweites die Bildung von zunächst zartem Granulationsgewebe, das sich zuletzt in dauernd bestehenbleibende fibröse Bindegewebsstränge und in Knochengewebe verwandelt. *(Otitis interna ossificans).* Hierbei sind nach Manasse[3]) zwei Arten der Knochenneubildung zu unterscheiden, die durch Osteoblasten und die durch Metaplasie. Erstere findet sich da, wo abbauende Prozesse (lacunäre Arrosion usw.) vorangingen, letztere nimmt vom Periost der Innenhohlräume ihren Ausgang, es entsteht Bindegewebe, das sich metaplastisch in Knochengewebe umwandelt. Bei der ersteren Form besteht gar keine oder sehr geringe Abgrenzbarkeit des alten vom neuen Knochen, Neigung des neuen Knochens zur Hyperostosenbildung, Bildung von Kittlinien und ausgesprochener Lamellenstruktur, inniger Zusammenhang zwischen dem Gefäßsystem des alten und des neuen Knochens, bei der zweiten Form fehlen diese Merkmale. Die zweite Form der Knochenbildung ist nach Manasse die einzige bei den nicht eiterigen Labyrintherkrankungen, also bei allen Formen der *genuinen Otitis interna fibrosa et ossificans* (bei der unter c) zu nennenden Labyrinthitis auf hämatogener bzw. konstitutioneller Grundlage, bei den traumatischen Labyrintherkrankungen, bei den Labyrinthveränderungen, die Teilerscheinung der progressiven labyrinthären Schwerhörigkeit Manasses sind, bei der Bindegewebs- und Knochenneubildung nach typischen Menièreschen Anfällen). Überall ist hier das Periost der Labyrinthinnenhohlräume der Ausgangspunkt der Knochenneubildung, die im allgemeinen auf den perilymphatischen Innenhohlraum beschränkt bleibt (*Periostitis interna fibrosa et ossificans*). Spezifische Begleiterscheinung ist die sog. Ektasie des Ductus cochlearis, bedingt durch Dehnung der Reissnerschen Membran. Sie sowie die sonstigen Lageveränderungen der häutigen Teile sind zwar in erster Reihe durch die Erhöhung des Labyrinthinnendruckes bedingt, aber auch nach Manasse[3]) durch die Schrumpfung des neugebildeten Bindegewebes, das wie eine Narbe einen Zug ausübt. Sekundär kommt es zur Veränderung und Degeneration der Sinnesendstellen, die aber an Intensität derjenigen an den häutigen Teilen nicht zu entsprechen braucht. Auch mit Veränderungen des Ganglion spirale (Ersatz der Ganglienzellen durch Bindegewebe), Atrophie der feineren Nervenäste und des Stammes (Verdünnung, Ersatz durch Bindegewebe) ist zu rechnen. Nur bei der serösen Labyrinthitis kann eine Restitutio ad integrum zu völliger oder nahezu völliger Hörfähigkeit eintreten. Man kann folgende Formen unterscheiden: a) *Labyrinthentzündungen durch Fortleitung von der Paukenhöhle her* im Verlaufe akuter oder chronischer Mittelohreiterung (Überleitung durch die zerstörten Fenster oder die eingeschmolzenen Knochen am horizontalen Bogengang oder Promontorium, aber auch durch die unversehrten Fenster als toxische Entzündung oder kollaterales Ödem. Wittmaack nimmt an, daß die tympanogene Labyrinthitis infolge Diffusion hydropischer Substanzen durch das runde Fenster zustande kommen kann, und Steurer[2]) prägt, gestützt auf Tierexperimente, hierfür den Namen „Fensterdiffusionslabyrinthitiden", die er in Gegensatz stellt zu den „Kapselarrosions- oder Demarkationslabyrinthitiden", die durch Labyrinthkapseldefekte entstehen. Hierbei vertritt Steurer die Ansicht, daß für eine tiefergreifende Labyrinthkapselarrosion ein mehr oder weniger ausgedehnter nekrotischer oder eitriger Zerfall der Mittelohrschleimhaut die Vorbedingung sei, während Marx und Haymann meinen, daß aus der Mittelohrschleimhaut resorbierendes Bindegewebe in den Labyrinthkapselknochen eindringt. b) *Labyrinthitis durch Fortleitung von den eiterig erkrankten Meningen her* auf dem Wege des inneren Gehörganges (vorzugsweise bei epidemischer und tuberkulöser eiteriger Meningitis) oder nach Görke unter vorzugsweiser Benutzung des Aquaeductus cochleae als Überleitungsweg. c) *Genuine Labyrinthitis auf hämatogener bzw. konstitutioneller Grundlage* [relativ selten; durch septische Allgemeininfektion, durch toxische Stoffwechselprodukte bei Nephritis, Leukämie, perniziöser Anämie, Polycythämie[4]), durch chronische Infektionskrankheiten, besonders Lues; als pathologisch-anatomisches Substrat sind ent-

[1]) Gimplinger: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 9, H. 2. 1924.
[2]) Steurer: Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 112, H. 3/4. 1925.
[3]) Hellmann: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 7, S. 1. 1923.
[4]) Bei Polycythämie sind die Hörstörungen nach Schreyer auf Gefäßveränderungen des Innenohres zurückzuführen, und zwar teils auf reine Hyperämie, in den apoplektiformen Fällen auf Blutungen (Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 11, H. 2. 1925).

zündliche Infiltrate oder Blutergüsse anzunehmen, die in der eben geschilderten Art zur Bindegewebs- und Knochenneubildung führen; über Lues s. III, 7]. Die tuberkulöse Labyrinthitis und ihre Genese durch Toxine hat neuerdings Cemach[1]) ausführlich dargestellt, und wird hier auch Bezug genommen.

2. *Die genuine Labyrinthdegeneration oder Neuroepitheldegeneration* ergreift in primärer, von Wittmaack eingehend studierter Weise die Nervenendstellen des Cochlearis ohne Mitwirkung einer Entzündung, und indem die Nervenfasern und Ganglienzellen intakt bleiben.

Die Ursache der Degeneration sieht Wittmaack in Störungen der Liquorsekretion, sowohl nach der quantitativen wie nach der qualitativen Seite hin, bedingt durch Herabsetzung des Alkalescenzgrades des Liquors, wodurch es zu einem hemmenden Einfluß auf die aktive Sekretionstätigkeit des Epithels und Erlöschen des Turgors der Cuticulargebilde kommt (Beginn mit Erschlaffung der Membrana tectoria, die zusammenfällt, wie ein Fremdkörper auf dem Tunnelbau des Cortischen Organs lastet, dieses dann eindrückt, bis es zu einem flachen, des Sinnesepithels beraubten Hügel zusammenfällt. Volumensänderungen am Ductus cochlearis, vielleicht durch Liquorvermehrung bedingt, dokumentieren sich in Form des Kollapses des Ductus, in schweren Fällen erfolgt evtl. Schrumpfung und Atrophie sämtlicher Labyrinthmembranen, auch Vakuolisierung bzw. hydropische Degeneration des Ligamentum spirale). Auch die *Innenohrsymptome bei Otosklerose* führt Wittmaack[2]) auf evtl. Labyrinthdegeneration zurück (Übertritt aktueller OH-Ionen in den Liquor infolge der bei der Knochenauflösung sich abspielenden Veränderungen), Brunner[3]) glaubt, daß die Otoskleroseherde in manchen Fällen zur Zunahme des Gewebsdruckes innerhalb des Felsenbeins oder zur Atrophie der Stria vascularis und auf diese Weise zu Innenohrveränderungen führen. Die primäre Labyrinthdegeneration kommt vorzugsweise bei konstitutionellen Leiden vor, die infolge beeinträchtigter Blutzusammensetzung mit Störungen des Alkalescenzgrades des Liquor einhergehen (Diabetes, Nephritis[4]), Kachexie, Sarkomatose, Tuberkulose usw.), aber auch bei örtlichen Mittelohrprozessen mit stärkerer Eiterzersetzung, die durch das runde Fenster hindurch die Liquorsekretion beeinflussen (Cholesteatom). Kommt bei der genuinen Degeneration mehr die qualitative Seite in Betracht, so spielt die quantitative Seite der Liquorvermehrung mehr eine Rolle bei den seltenen, plötzlich mit Menière-Symptomen einsetzenden Störungen, die Wittmaack im Vergleich mit dem Glaukom als *Hydrops Labyrinthi* bezeichnet. Derartige hydropische Ergüsse sollen durch meningogene, tympanogene und vielleicht auch hämatogene Ursachen auslösbar sein. An sich ist der Sekretionsapparat des Endolymphraumes eine Abwehr- und Schutzeinrichtung [Steurer[5])]. Kommt es indessen zur Überschwemmung mit stark wirkenden Reizstoffen, so resultiert eine pathologische Über- oder Unterproduktion der Endolymphe, die weiterhin im Beginn zu starker Erweiterung der Spalträume in den höher differenzierten Epithellagern des Ductus cochlearis, zu Vakuolenbildung hierselbst sowie an der Stria vascularis, der Basilarmembran und den höheren Epithelzellen führt. Diese hydropischen Ergüsse, die auf vermehrte Tätigkeit des die Endolymphe absondernden Sekretionsepithels beruhen, sind also abzugrenzen von den Entzündungen, bei denen es sich um Zirkulationsstörungen handelt (gesteigerter Flüssigkeitsaustritt aus dem Blutserum). Die eben geschilderten Veränderungen können in leichten Fällen wieder verschwinden, während es bei schwerem Verlauf zum Untergang des Cortischen Organs kommt (posthydropische Neuroepitheldegeneration), auch die Cortische Membran wird evtl. beteiligt, umgeschlagen, zusammengerollt, abgelöst, der Reissnerschen oder Basilarmembran angelegt und von Epithel überwachsen. Experimentell erzeugte Wittmaack sogar in schwersten Fällen Nekrose der gesamten Innenauskleidung und Alterationen in den perilymphatischen Räumen mit folgender Bindegewebs- und Knochenneubildung, also ein von den Endstadien der Labyrinthitis nicht unterscheidbares Bild, das, wenn man sich nur an das Endstadium hält, wie das letzte Stadium der Periostitis interna fibrosa et ossificans Manasse aussieht (s. S. 620). Auch andere Autoren sind übrigens geneigt, den Drucksteigerungen eine größere Rolle beizumessen und z. B. Hörstörungen bei Infektionskrankheiten nicht nur auf toxische Neuritis zurückzuführen, sondern auch auf Labyrinthbeteiligung durch Drucksteigerung im Meningealraum (Voss). Ebenso dürfte bei Hörstörungen nach Kopftraumen (II, 15) neben anderen Faktoren auch die vermehrte Liquorsekretion eine Rolle spielen, so daß die oft gefundene Erhöhung des Lumbaldruckes bei den sog. Unfallneurotikern nicht belanglos ist.

[1]) Cemach: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 58, S. 253. 1924.
[2]) Wittmaack: Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 106, S. 1 u. 3. 1920.
[3]) Brunner: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 58, H. 1. 1924.
[4]) Hörstörungen bei Nephritis s. auch IV, 5.
[5]) Steurer: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 1, H. 1/2. 1922.

Die Funktionsstörungen des schallempfindenden Apparates bei den Erkrankungen der Labyrinthmembranen.

3. Die Erkrankungen der Pars inferior äußern sich funktionell teils in Ausfallerscheinungen (Schwerhörigkeit, Falschhören, Doppelhören), teils in Reizerscheinungen (subjektive Geräusche, Hyperästhesie).

4. Für die Entstehung von Hörstörungen bei der Labyrinthitis kommen im allgemeinen zwei Faktoren in Frage. Der eine ist gegeben, wenn die pathologisch veränderte Labyrinthflüssigkeit die Schallwellen nicht weiterzuleiten vermag oder wenn durch Ausfüllung der Schneckenhohlräume mit Bindegewebe oder neugebildetem Knochen eine Weiterleitung der Schallwellen in physiologischer Weise verhindert wird. Der zweite Faktor liegt dann vor, wenn der Weg zu den Nervenendstellen zwar frei ist, das pathologisch veränderte oder zugrunde gegangene Cortische Organ aber un- oder untererregbar für Schallreize geworden ist. Sehr oft kombinieren sich natürlich beide Momente.

Vom rein theoretischen Standpunkt aus kommen folgende Möglichkeiten in Betracht: a) Veränderungen der Perilymphe; b) Veränderungen der Endolymphe; c) Veränderungen sowohl der Peri- wie der Endolymphe; d) Veränderungen an den Wandungen und Membranen der endo- und perilymphatischen Kanäle und am Cortischen Organ. Hierzu ist im einzelnen folgendes zu sagen.

Die Perilymphe übt vor allem auf die Funktion der Schalleitung einen Einfluß aus, sie ist von großer Bedeutung für die Zuleitung der akustischen Reize zum Cortischen Organ. Pathologische Veränderungen der Perilymphe (z. B. Exsudate) bedingen also eine Schwerhörigkeit höheren Grades vom Typ der Mittelohrschwerhörigkeit, worüber bereits von Bezold Mitteilungen vorliegen. Am Vestibularapparat machen sie sich kaum geltend.

Die Endolymphe bringt sich vor allen Dingen im Vestibularapparat zur Geltung. Pathologische Veränderungen derselben (z. B. Exsudate, Abfluß von Endolymphe, plastische Vorgänge, Konsistenzänderungen) rufen also neben spontanen vestibulären Symptomen eine Herabsetzung der kalorischen Reaktion hervor bei erhaltener Drehreaktion, was Neumann[1]) schon vor Jahren hervorgehoben und als lymphokinetische Störung bezeichnet. Nimmt die Endolymphe der Schnecke an den pathologischen Veränderungen teil, so ist das naturgemäß für den Hörakt nicht belanglos. Nach der Meinung einzelner Autoren genügen schon entzündliche Veränderungen der Endolymphe ohne Schädigung des Sinnesepithels zur völligen Aufhebung der Funktion.

Sind Peri- und Endolymphe gleichzeitig verändert, so entsteht das volle Bild der „Störung des lymphokinetischen Apparates" im Sinne Neumanns, sich äußernd in Mittelohrschwerhörigkeit, spontanen Labyrinthsymptomen, Aufhebung oder Herabsetzung der kalorischen Reaktion bei Erhaltensein der Drehreaktion.

Kombinieren sich mit Veränderungen der Peri- und Endolymphe Veränderungen der Sinnesendstellen — es sei durch die gleiche Ursache oder bei längerem Bestehen durch Inaktivität —, so sind die mannigfachsten Symptomenbilder möglich, also Mittelohrschwerhörigkeit allein mit Aufhebung oder Herabsetzung der kalorischen Reaktion bei erhaltener oder herabgesetzter oder fehlender Drehreaktion, ferner kombinierte Mittelohr-Innenohr-Schwerhörigkeit mit Aufhebung oder Herabsetzung der kalorischen Reaktion bei erhaltener oder herabgesetzter oder aufgehobener Drehreaktion.

Welcher Art nun die Veränderungen an den Wandungen und Membranen der peri- und endolymphatischen Kanäle und am Cortischen Organ sein müssen,

[1]) Neumann: Jahrb. d. Psychiatrie u. Neurol. Bd. 36. 1914.

damit Funktionsstörungen entstehen, und bis zu welchem Grade dieselben zur Herbeiführung solcher vorgeschritten sein müssen, das ist noch nicht ganz sicher, und am mikroskopischen Präparat sind die Grenzen zwischen intravitalen, agonalen und postmortalen Veränderungen nicht durchweg scharf zu ziehen. Auch welches die für die Funktion wichtigen Beziehungen zwischen Sinneshaaren und Deckmembran sind, ist noch strittig. Nach SHAMBAUGH[1]) kann die Erregung der Haarzellen nur auf einem Zusammenwirken mit der Membrana tectoria beruhen, und nach WITTMAACK biegen die Sinneshaare der äußeren Haarzellen, die bekanntlich in Hufeisenform auf der Haarplatte ihrer Sinneszellen stehen, nach einer gewissen geradlinigen Verlaufsstrecke rechtwinklig um und gehen von dieser Knickstelle an in die Grundschicht der Deckmembran selber über, auf diese Weise den fraglichen festen Zusammenhang des CORTIschen Organs mit seiner Deckmembran herbeiführend. HELD[2]) hingegen, der WITTMAACKS Darstellungen bezweifelt, unterscheidet auf Grund seiner Untersuchungen drei Stellungsarten der Membrana tectoria: a) die bekannte, total abgeschwungene Form der Membran, die die Sinneshaarknöpfchen nicht mehr berührt; b) die kollabierte Form, die die Sinneshaare mehr oder weniger verbiegen kann; c) die Äquilibrationsstellung, die alle Sinneshaare gerade emporgerichtet und die Membrana tectoria leicht über die Sinneshaarknöpfchen hinweg ausgedehnt und sie unmittelbar berührend zeigt. Ob die letzte Stellungsart die Funktionsstellung ist, ist nach HELD schwer zu entscheiden, aber zu vermuten.

Am CORTIschen Organ können die Veränderungen variieren zwischen leichtester Alteration der Haarzellen (II, 3) und vollkommener Vernichtung des Organs (I, 2). Wie man sich hier die Beziehungen zwischen gesetzten Veränderungen und gestörter Funktion vorstellt, wird im wesentlichen davon abhängen, wie man sich zu der neuerdings viel ventilierten Frage stellt, welche *Bedeutung dem Cortischen Organ für das Hören* zukommt. Nach dem bisherigen Standpunkt ist die Papilla basilaris zum Hören unerläßlich, so daß deren totale Degeneration zur Taubheit führen müßte (LIEBERMANN, OPPIKOFER). Diese Auffassung wird auch durch Beobachtungen der Pathologie gestützt.

Z. B. in einem Falle ALEXANDERS[3]) bei völliger Taubheit Atrophie des Sinnesepithels bei mehr oder weniger intakten Nervenfasern und Ganglienzellen als einziger Befund.

Im Gegensatz hierzu tritt neuerdings WITTMAACK mit seinen Schülern mit einer andern Ansicht hervor, die sich stützt auf die Beobachtung, daß in Fällen, in denen das CORTIsche Organ weitgehend degeneriert war, trotzdem bis kurz vor dem Tode ein leidliches Hörvermögen bestand. Es wird daraus gefolgert, daß dem CORTIschen Organ vorwiegend die Bedeutung eines Verstärkungs- und Differenzierungsapparats, nicht aber eines zur Reizübermittlung unerläßlichen Umformungsapparats zukäme. Die Tonwellen sollen ohne Vermittlung der Basilarmembran auf die Hörnervenendigungen übertragen werden können, den Pfeilerzellen liegen nur die feineren, aber doch rein taktilen Übertragungen der Schwingungen der Basilarmembran auf den Nerven ob, so daß nach RUNGE beim Wasserfüllversuch (II, 22) die Neuroepitheldegeneration im Sinne eines leichten Schalleitungshindernisses wirken kann. MINTON[4]) scheint unabhängig von WITTMAACK zu ähnlichen Resultaten gekommen zu sein, so daß er meint, das Schneckenendorgan diene nur zur Erhöhung der Empfindlichkeit. STEURER sucht nun zwischen der alten und der neuen Auffassung zu vermitteln, indem

[1]) SHAMBAUGH: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 62, S. 235. 1911.
[2]) HELD: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 9, H. 3. 1924.
[3]) ALEXANDER: Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. 1908 (Festschr.).
[4]) MINTON: Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 2, S. 11. 1924.

er zwischen den Verhältnissen beim Kinde und dann beim Erwachsenen einen Unterschied annimmt. Es muß nach Steurer bei der noch nicht eingefahrenen kindlichen Hörbahn zur Spracherlernung die Reizschwelle größer sein wie bei dem schon eingeschliffenen Hörapparat Erwachsener zur lediglichen Beibehaltung des Gehörs. Ob und inwieweit sich diese neuen Anschauungen über eine Fähigkeit zum Hören ohne spezifisches Sinnesendorgan durchsetzen werden, bleibt abzuwarten.

Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, daß Goebel im Gegensatz zu Runge meint, in den Fällen Runges handle es sich um agonale Veränderungen, bedingt durch das Auftreten zuckerlöslicher Substanzen im Blut in der Agone.

Dieses wären die in Betracht kommenden Erwägungen allgemeiner Art. In der Praxis können die Dinge natürlich sich recht schwierig gestalten, da meistens Kombinationen von Veränderungen bestehen, und es sich oft kaum sagen läßt, welches die funktionell bedeutsame Hauptveränderung ist, besonders wenn Veränderungen an anderen Teilen der Cochlearisbahn hinzukommen. Wie auf der einen Seite bei relativ geringen Veränderungen intra vitam hochgradigste Funktionsstörungen gefunden wurden, so haben sich andererseits intra vitam oft wesentliche Hörreste in solchen Fällen nachweisen lassen, die post mortem schwerste pathologisch-anatomische Veränderungen zeigten. Es ist z. B. bemerkenswert, daß in Fällen von ausgiebiger Ausfüllung der Hohlräume mit Knochengewebe doch noch kurz vorher intra vitam wesentliche Hörreste nachgewiesen wurden, und daß nach Haymann in Fällen schwerer eitriger Labyrinthitis, bei denen solche Veränderungen vorausgesetzt werden mußten, doch noch Besserungen des Hörens eintraten. Wenn man berücksichtigt, daß der Grad der Ossification sehr verschieden sein kann, daß einzelne Windungen verschont bleiben können, daß das Knochengewebe bald in den Rosenthalschen Kanal mit vordringt, bald nicht, daß trotz starker Ossification die Nervenelemente merkwürdig lange standhalten können, so kann man es verstehen, daß auf dem Knochenleitungswege Hörempfindungen geringen Umfangs mehr oder weniger lange noch ausgelöst werden. Weniger leicht aber lassen sich Hörreste für die Sprache erklären, mit der Theorie der Massenverschiebung der Labyrinthflüssigkeit bei der Luftleitung lassen sie sich jedenfalls nicht erklären. Denn auch eine nur auf einzelne Windungen beschränkte Ossification dürfte eine Massenverschiebung nicht mehr gestatten und — wenigstens für derartige pathologische Veränderungen — die Annahme einer molekularen Weiterleitung des Schalles erheischen.

5. Es entsteht hierbei die viel ventilierte Frage, ob die *Erhöhung des intralabyrinthären Druckes* für sich allein hörverschlechternd wirkt. Die meisten Autoren nehmen im Sinne Bezolds an, daß eine Hörstörung nur im Beginn der Druckerhöhung eintritt und infolge des Druckausgleichs durch die Aquädukte schnell wieder verschwindet. Demgegenüber glaubt Chilow[1]) durch ausgiebige Versuche festgestellt zu haben, daß das Niveau des Labyrinthmanometers bei Erzeugung eines hohen Atmosphärendruckes im äußeren Gehörgang um einige Millimeter steigt und bei Aufhören des Druckes zwar fällt, aber nicht bis zum ursprünglichen Niveau. Der Labyrinthdruck bleibe konstant, solange der Kompressionsdruck auf gleicher Höhe erhalten werde, und bei Versuchspersonen persistiert auch solange die Hörstörung. Der Grund liege darin, daß die Aquädukte nur schwer und nur bei stärkerem Druck wegsam wären, denn um von der Schädelhöhle aus den Labyrinthdruck zu erhöhen, müsse der intracerebrale Liquordruck um 130–200 mm Hg steigen. Hieraus ist eventuell zu folgern, daß bei Hörstörungen im Gefolge von intrakranieller Druckerhöhung als Ursache

[1]) Chilow: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk., Bd. 5. 1923.

eher an eine Beeinträchtigung der intrakraniellen Hörbahn zu denken ist wie an eine solche des Labyrinths durch erhöhten Labyrinthdruck. (Über Liquordruck und Knochenleitung, s. II, 27). Da die Labyrinthflüssigkeit ja auch zu den schallzuleitenden Medien gehört, so äußern sich Veränderungen derselben naturgemäß auch wie Schalleitungsstörungen, sie führen also für sich allein zur Einengung der unteren Tongrenze [Bezold, Herzog[1])]. Bezold sah durch Liquorabschluß aus einer Fistel des horizontalen Bogenganges die untere Tongrenze bis in die kleine Oktave aufrücken.

6. Und eine weitere Frage entsteht hier unwillkürlich: Wie wirken Blutüberfüllung und Blutleere des Labyrinths und der nervösen Bahnen des Cochlearis, also Hyperämie und Anämie, auf die Hörfähigkeit? Es wird soviel von Labyrinthhyperämie und -anämie gesprochen, ohne daß immer präzise Vorstellungen damit verbunden werden. Jede Hyperämie durch Entzündung oder überhaupt jede Zirkulationsstörung als Folgezustand organischer Erkrankung hat natürlich auszuscheiden. Lüscher[2]) suchte dieser Frage näherzukommen, indem er beim Valsava (nach tiefer Inspiration maximale Exspiration) und beim Müllerschen Versuch (forcierte Inspiration nach vollständiger Exspiration, bei geschlossener Glottis) eine Hyperämie bzw. Anämie des Labyrinths und des Zentralnervensystems herbeizuführen suchte. Es zeigte sich, daß beim Normalhörenden bei beiden Versuchen eine wesentliche Verminderung der Hörfähigkeit für hohe Töne nicht herbeigeführt wurde, daß also das mechanische Moment der kurzdauernden Zirkulationsstörung im Innenohr gar nicht oder höchstens unbedeutend auf die cochleare Funktion einwirkt, daß daher auch für durch derartige Zirkulationsstörungen verursachte Hörstörungen andere Momente, vorzugsweise chemische, d. h. Ernährungsstörungen, in Anspruch zu nehmen sind. Über die etwaige Wirkung langdauernder Zirkulationsstörungen (z. B. auf dem Wege von Gewebsumbildungen) gestatten diese Versuche keine Schlüsse. Auch während der kalorischen Reizung, die ja immerhin auf die Zirkulationsverhältnisse einwirken könnte, bleibt nach Lüscher die Hörfähigkeit für hohe Töne beim Gesunden unbeeinflußt. Im Gegensatz hierzu führt Kobrak die Hörstörungen und subjektiven Geräusche bei Menièreschen Anfällen auf angioneurotische Oktavuskrisen zurück.

7. Wenn wir nun des näheren auf die Art der gesetzten Hörstörungen bei der Labyrinthitis eingehen, so kann die Schwerhörigkeit für die Sprache jeden Grad bis zur Taubheit haben. Hierbei entsteht die Frage, welche Sprachelemente, also welche Töne und Laute erhalten sein müssen, damit überhaupt ein Sprachgehör existiert. Nach Bezold ist dieses von dem Vorhandensein der Sexte b^1—g^2 abhängig, und dieser Standpunkt, den noch heute viele Autoren vertreten, entspricht im großen und ganzen auch meinen Erfahrungen, und wir werden hierauf noch zurückzukommen haben (s. II, 30). Freilich wird man hierbei auch den Rhythmus, die Melodie der Sprache mit in Rechnung zu stellen haben, die manchmal den Sinn erraten lassen, auch wenn tatsächlich wenig gehört wird. In diesem Sinne bringt Seemann[3]) mit Recht zur Geltung, daß es interessant sein müsse, einmal herauszufinden, welche Laute bei einem militärischen Kommando der Soldat wirklich versteht. Überhaupt spielt der psychische Prozeß der Apperzeption, das Kombinieren, Erraten eine große Rolle, weshalb die Prüfung mit vorgesprochenen Zahlen nicht immer empfehlenswert ist. Andererseits können auch, wie Seemann[3]) hervorhebt, absichtlich zusammengestellte Worte ohne Sinn als

[1]) Herzog: Labyrintheiterung und Gehör. München 1904.
[2]) Lüscher: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 11, H. 2. 1925.
[3]) Seemann: Zitiert aus Folia otolaryngol. II. Tl. Ref.: Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. u. Rhino-Laryngol. Bd. 24, H. 7—9, S. 287. 1925.

ähnliche Worte mit Sinn herausgehört und oft als Worte in fremder Sprache gedeutet werden, was forensisch bei Zeugenaussagen wichtig sein könne. Auch Lamprecht[1]) nimmt Anstoß an den Zahlworten, die, weil sie erraten würden, viel weiter als andere Testworte gehört würden. Er verwendet — einer Anregung Baranys folgend — Worte, bei denen nur bestimmte Laute wechseln (Wechsellautmethode) und man aus dem Nichtverstehen einzelner Laute auf den Ausfall bestimmter Tonhöhen schließen kann. Der Wechsellaut wird als An-, In- oder Endlaut verwendet (z. B. Tauch, Rauch, Lauch, Bauch, Hauch; Russe, Rasse, Risse).

8. Bei den Erkrankungen des Labyrinths und allen sonstigen unkomplizierten Erkrankungen des schallempfindenden Apparates, sie mögen labyrinthär, retrolabyrinthär, zentral lokalisiert sein, äußert sich die Schwerhörigkeit mit einer großen Häufigkeit und gewissen Regelmäßigkeit in einem Symptomenkomplex, den man gemeinhin als Typ der Innenohrschwerhörigkeit bezeichnet: bessere Hörfähigkeit für die tiefen Sprachlaute wie für die hohen, Verkürzung der Hördauer für die hohen Töne in Luftleitung bzw. Einengung der oberen Tongrenze, Verkürzung der Hördauer in Knochenleitung beim *Schwabachschen Versuch* für eine auf dem Scheitel tönende Stimmgabel von mittlerer Höhe (nur Gabeln, die einerseits kein zu starkes Vibrationsgefühl bewirken, andererseits nicht zum gesunden Ohr herübergehört werden, also C_0 bis höchstens c^2), Überwiegen der Hördauer in Luftleitung über diejenigen in Knochenleitung beim *Rinneschen Versuch*, Lateralisation des Tons einer auf dem Scheitel tönenden Stimmgabel in das gesunde Ohr beim *Weberschen Versuch*. Es ist festzuhalten, daß dieser bald mehr, bald weniger vollständig oder deutlich ausgebildete Symptomenkomplex nur den Kern der funktionellen Störungen bei der Innenohrschwerhörigkeit zu bilden braucht, daß indessen erhebliche Abweichungen von diesem Typ, auch ausgesprochene Gegensätzlichkeiten nicht gerade selten sind, und daß außerdem trotz der in der Mehrzahl der Fälle gemeinsamen Grundzüge das Funktionsprüfungsbild bei der Labyrinthitis, Degeneration des peripheren Neurons, den Erkrankungen des Stammes und der zentralen Hörbahn gewisse Unterschiede aufweist, deren Vertiefung und Herausschälung das Ziel der weiteren Forschung sein muß. Detailliert man nun in diesem Sinne die Hörstörungen bei der Labyrinthitis in genauerer Weise, so erstreckt sich, soweit nicht Sprachtaubheit besteht, die Schwerhörigkeit für die Sprache auf Sprachlaute jeden Charakters, häufig allerdings unter Bevorzugung der Laute höheren Toncharakters (über das Verhältnis zwischen Umgangs- und Flüstersprache s. II, 22). Ebenso pflegt die Hördauer für Töne in Luftleitung für den ganzen Tonbereich geschädigt zu sein, und zwar gleichfalls meistens unter Bevorzugung der hohen Töne, so daß die Hörkurve die Tendenz hat, nach der oberen Grenze hinzusinken. Wenn auch die Kurve häufig bei c^5 den Nullpunkt erreicht oder eine Einengung der oberen Tongrenze im Gebiet der Galton- oder Monochordtöne nicht gerade selten ist, so ist trotzdem im allgemeinen der Unterschied zwischen oberer und unterer Tongrenze nicht so ausgesprochen wie bei den Erkrankungen des peripheren Neurons. Selten sind die nach der oberen Grenze zu ansteigenden Kurven, noch seltener diejenigen, bei denen der mittlere Tonbereich allein bei erhaltenen Grenzgebieten verlöscht ist.

Diese Ungleichmäßigkeiten bezüglich der Art der Hörstörung sind an sich nicht wunderbar, wenn man die Natur der vorliegenden pathologisch-anatomischen Veränderungen berücksichtigt. Der Krankheitsprozeß ergreift eben die ganze Schnecke und kann dabei etwas ungleichmäßig bald diesen, bald jenen Bereich bevorzugen, und wenn trotzdem im großen und ganzen die Schädigung des oberen Tonbereiches am ausgesprochensten zu sein pflegt,

[1]) Lamprecht: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 11. 1925.

so müssen hier wohl noch einige andere Faktoren nicht ganz belanglos sein, die bei den Erkrankungen des peripheren Neurons (s. II, 20) besprochen werden sollen.

Kurz hingewiesen sei hier auf die Perspektiven, die JAKOBSOHN[1]) bezüglich der Prüfung der Luftleitung durch Anwendung von Kathodenröhren eröffnet. Die Fähigkeit letzterer, Schwingungen jeder Frequenz zu erzeugen, läßt daran denken, mit ihrer Hilfe durch den Kunstgriff der Interferenz Schwingungen jenseits der Hörgrenze wahrnehmbar zu machen. Ein hierauf beruhendes Instrument — Urteile von otologischer Seite sind mir allerdings noch nicht bekannt — ist das „Otoaudion". Während das so vielfach elektiv geschädigte Hörfeld durch BEZOLDS kontinuierliche Tonreihe mit Galtonpfeife und Monochord sich nicht exakt umgrenzen läßt, soll die Kathodenröhre hierfür Aussicht bieten, sie würde auch voraussichtlich gestatten, die Hörschärfe nach der quantitativen Seite hin genau zu messen.

Zum Ausbau einer neuen Hörprüfungsmethode sucht ANTHON[2]) durch die Prüfung mit den stimmlosen Flüsterlauten sch, s, ch, f beizutragen. Sie bieten zunächst das Phänomen der Lautabwandlung, d. h. die Erscheinung, daß sie von Schwerhörigen in bestimmten Fällen als andere Laute wahrgenommen werden. Bei alleiniger Schädigung des schallempfindenden Apparates stimmte ferner die Reihenfolge in der Wahrnehmung der geflüsterten Prüfungslaute überein mit der Reihenfolge der von STUMPF gefundenen Tonhöhenlagen der Formantregion jener Flüsterlaute. Da, wo die Erkennung des stimmlosen sch am meisten gelitten hat, fand sich oft positiver Wassermann. Bezüglich der oberen Tongrenze wird eine weitgehende Übereinstimmung mit STUMPF gefunden: Die Erkennung des stimmlosen f und ch leidet fast regelmäßig von 3000 Schwingungen an, bei s liegt die Grenze etwas tiefer, bei sch bei etwa 1500 Schwingungen. Endlich zeigte sich, daß jene 4 Laute in einer Entfernung nicht mehr oder fehlerhaft gehört wurden, in der die Hörweite der geflüsterten Zahlenworte noch nicht gelitten hatte.

9. Die Untersuchung der Knochenleitung ergibt, daß der *Weber* fast stets in das gesunde Ohr lateralisiert wird. Das erscheint ziemlich einleuchtend bei reinen Innenohraffektionen; auf der Seite des geschädigten Perzeptionsorganes werden von den durch Knochenleitung fortgeleiteten Wellen die Nervenelemente eben weniger stark erregt als auf der gesunden Seite. Es ist auch verständlich, daß bei beiderseitiger Innenohrerkrankung die Knochenleitung sich evtl. nur auf der Seite des geringer erkrankten Ohres durchsetzt, solange hier überhaupt noch Perzeptionsfähigkeit besteht, daß also in diesen Fällen Lateralisation zur weniger erkrankten Seite erfolgen kann. Kompliziert und unsicher werden die Verhältnisse aber, wenn das Innenohrleiden mit einer Mittelohraffektion kompliziert ist, also mit einer Schalleitungsstörung, die an sich nach der Schallabflußtheorie von MACH die Knochenleitung verlängert und den Weber nach der Seite des kranken Mittelohres lateralisiert. Denn für den Grad von Labyrintherregung ist hier lediglich die Gesamtsumme von Energie entscheidend, die im gegebenen Augenblick auf das Labyrinth einwirkt und die sich reguliert durch das Verhältnis von Zu- und Abfluß [TONNDORF[3])]. Da die Kombinationen von Innenohr- und Schalleitungsstörungen ungemein häufig sind und sich mit absoluter Sicherheit eine Mittelohrschädigung, wenn auch nur geringsten Grades, vielfach gar nicht ausschließen läßt, so ist es verständlich, daß der Weber bei Innenohraffektionen gelegentlich versagt oder trügt, daß er also Kritik erfordert. Mit Rücksicht auf diesen inkonstanten Befund beim Weber empfiehlt GUTSCH[4]) seine Geräuschlokalisationsprobe (Lärmtrommel 25 cm vom Kopf entfernt oberhalb oder hinter dessen Mittellinie ablaufen lassen; es ist anzugeben, ob das Geräusch in der Mitte oben bzw. hinten oder rechts oder links gehört wird). Der Versuch beruht darauf, daß nach der herrschenden Ansicht die Geräuschperzeption durch die Funktion der ganzen Schnecke zustande kommt, die Tonwahrnehmung hingegen — wenigstens nach der Resonanztheorie — an die Erregung distinkter Fasern gebunden ist, daß also, wenn beim Weber eine Gabel mit ihrem bestimmten

[1]) JAKOBSOHN: Zeitschr. f. ärztl. Fortbild. 1924, Nr. 24.
[2]) ANTHON: Gesellschaft deutscher Hals-, Nasen- und Ohrenärzte 1924.
[3]) TONNDORF: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 9, H. 4. 1925.
[4]) GUTSCH: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. 1923, Nr. 11, S. 946.

Ton gelegentlich versagt, dieses die Lokalisationsprobe nicht braucht. Gutsch schließt, wenn Lokalisationsprobe und Weber zur gleichen Seite erfolgen, auf eine Erkrankung des Perzeptionsapparates der Gegenseite. Wenn hingegen der Weber zur einen, die Geräuschlokalisationsprobe zur anderen Seite lokalisiert wird, dann liegt eine Schalleitungsstörung auf der Seite des Weber vor bzw. bei beiderseitiger Erkrankung hier in stärkerem Grade.

Für den *Rinneschen Versuch* muß bei Labyrinthschwerhörigkeit naturgemäß ein positiver Ausfall erwartet werden, wenn man berücksichtigt, wie bei Mittelohrschwerhörigkeit das Überwiegen der Knochenleitung über die Luftleitung entsteht, und daß bei normalen Ohren die Luftleitung über die Knochenleitung überwiegt. Der Rinne ist und bleibt daher eine brauchbare Methode, Irrtümer kommen allerdings vor. So fand Politzer gelegentlich bei einseitiger hochgradiger Mittelohrschwerhörigkeit einen positiven und bei schwerer Labyrintherkrankung einen negativen Rinne. Bei einseitig gutem Hören kann auf der zweiten Seite der Rinne nur begrenzt verkürzt sein, da eben ein Hinüberhören von der gesunden Seite stattfinden muß. Es nehmen beim Rinne Luft- und Knochenleitung infolge der bestehenden herabgesetzten Empfindlichkeit im Gebiet des schallempfindenden Apparats in paralleler Weise ab (nach Heschl im Verhältnis von 2: 1). Bei reinen Erkrankungen des schallempfindenden Apparats ist Rinne für alle Töne positiv.

Wird er also bereits bei C_0 positiv gefunden, dann ist eine weitere Prüfung entbehrlich, weil er dann für höhere Töne erst recht positiv ist. Ist er aber bei C_0 negativ, so ist mit höheren Gabeln weiter zu prüfen, da er im Falle einer Komplikation mit einer Mittelohrerkrankung in den tiefen Tonlagen negativ, in den höheren positiv sein kann. Liegt hochgradigste Schwerhörigkeit vor, so ist nach Wittmaack noch die c^2-Gabel für den Rinneschen Versuch verwertbar, da Verwechslung von Perzeption durch Luft und Knochenleitung dann kaum noch möglich ist. Wird allerdings Tonperzeption und Vibrationsgefühl nicht voneinander unterschieden, so fällt natürlich trotz Erkrankung des inneren Ohres der Rinnesche Versuch negativ aus.

Eigenartige Versuchsergebnisse, zu denen sich zur Zeit noch schwer Stellung nehmen läßt, veröffentlicht neuerdings Démétriades[1]). Vermehrung der Gewebsdichte der Knochen, z. B. durch Blutstauung, erhöht die Resonanz im Knochen, und auch Sympathicusdurchschneidung führt eine solche Gefäßerweiterung und Blutstauung experimentell durch Vasomotorenlähmung herbei, während Sympathicusreizung eine Herabsetzung der Schädelresonanz auf der Seite der Reizung zur Folge hat. Da man die Stimmgabelvibrationen fühlen und abhorchen und dadurch ein Urteil über die Vibrationsstärke gewinnen kann so kann man aus letzterer die Unterschiede des Grades der Resonanz des Schädels ableiten. Démétriades meint nun, daß da, wo wir auf Grund von Erhöhung der Resonanz und negativem Rinne einen reinen oder kombinierten Mittelohrprozeß annehmen, vielleicht häufiger eine Nervenschädigung vorliegt.

Der *Schwabachsche Versuch* ist am wichtigsten für die Innenohrerkrankungen, man mag ihn vom Scheitel oder vom Warzenfortsatz aus ausführen. Auch seine Verkürzung bei Nervenaffektionen ist unschwer zu verstehen, wenn man das über den Weberschen Versuch eben Gesagte erwägt. Die Verkürzung kann bei Labyrintherkrankungen gering sein oder sogar fehlen, solange der Nervenapparat selbst noch unerheblich geschädigt oder intakt ist. Je kürzer der Schwabach ausfällt, um so eher ist jedenfalls mit einer Erkrankung des Hörnervenapparats zu rechnen. Nur Verkürzungen um 30—40% des Durchschnittswertes sind dabei im großen und ganzen beachtbar. Überall da, wo die Frage Acusticus- oder Labyrintherkrankung schwer zu entscheiden ist, ist, wie schon erwähnt, auch der ganze Verlauf in Rechnung zu stellen, der bei einer reinen Nervenerkrankung mehr gleichmäßig ist, bei Labyrinthleiden mehr zu Anfällen und apoplektiformer Entstehung neigt.

[1]) Démétriades: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 9, H. 3. 1924.

Von einer Knorpelleitung sollte man nicht reden. Wie TONNDORF[1]) richtig sagt, erklärt sich die Tatsache, daß Stimmgabeln vom Tragus oft länger gehört werden als vom Warzenfortsatz aus, durch erzwungene Mitschwingungen des Tragus, die sich auf die Luft des Gehörgangs übertragen.

Eine eigenartige Methode der Stimmgabelprüfung geben SCHÖN und GOLDBERGER[2]) an, indem sie schärfere Unterscheidung zwischen Schädelresonanz und Perzeptionsfähigkeit des Untersuchten fordern. Sie prüfen die Knochenleitung, indem sie ein mit Gummimembran versehenes Phonendoskop auf den Schädel setzen und mit ihm die Hördauer des Patienten kontrollieren. Von der Mitte des Schädels wird die Stimmgabel vom normalhörenden Untersuchten und Untersucher gleich lange gehört. Beim Verschieben der Stimmgabel zur Seite tritt diagonale Resonanz auf, d. h. der Ton wird im gegenüberliegenden Ohr gehört. Wenn aber die Knochenleitung verstärkt ist (Mastoiditis, Nebenhöhlenaffektion usw.), dann wird die Stimmgabel auf der gleichen Seite vernommen. Die Perzeptionsfähigkeit des Untersuchten wird geprüft, indem dieser die Oliven des Phonendoskops in den Gehörgang eingeführt erhält, während Gummimembran und tönende Stimmgabel auf den Kopf des Untersuchers gesetzt werden.

10. Was den Nachweis von Hörresten anlangt, so war die erste Methode die mit BÁRÁNYS Lärmtrommel. Eine weitere geschieht durch den auro-palpebralen Reflex. MALAN[3]) hält weder das Fehlen noch den starken Ausfall desselben für pathologisch und meint, er sei bei otogenem Schwindel stets verstärkt, und es sei ein starker Ausfall des auro-palpebralen Reflexes oft mit starker Drehreaktion verbunden. Wird er mittels Lärmtrommel vorgenommen, so ist er jedenfalls durchaus unsicher, da er dann, wie VOSS und KISCH richtig hervorheben, auch ein trigemino-facialer Reflex sein kann. Aber mit Harmonika oder hoher Stimmgabel ausgeführt, ist sein positiver Ausfall verwertbar, ebenso wie auch der Ohrpupillenreflex bei positivem Ausfall etwas bedeutet. Einen weiteren Versuch gibt neuerdings FRÖSCHELS[4]) an. Werden Töne der Harmonika von URBANTSCHITSCH durch einen Hörschlauch direkt in das Ohr geleitet, so erfolgt eine Zusammenziehung der geprüften Gesichtshälfte, ein Ausweichen des Kopfes zur nichtgeprüften Seite, starkes Schwanken. Wird der Ton nicht wirklich gehört, so stellten sich diese Erscheinungen niemals ein, sie können also nicht nur auf Luftberührung beruhen, es muß sich vielmehr um einen durch den Ton ausgelösten Reflex handeln.

Weiterhin ist für den Nachweis von Hörresten von Interesse, daß bei einseitiger Taubheit Schwebungen nicht gehört werden[5]). Nach KREIDL und GATSCHER kommt das daher, daß Schwebungen zentral entstehen, da nur diotisch zugeführte Stimmgabeltöne Schwebungen erzeugen. RUTTIN[6]) suchte dieses zum Nachweis von Hörresten zu benutzen. Er fand, daß beim Vorhandensein solcher der Ton einer vor dem gut hörenden Ohr oder auf der Kopfmitte ertönenden mittleren Stimmgabel in der Mehrzahl der Fälle verändert wird, wenn das zweite Ohr Hörreste besitzt und ihm durch einen Hörschlauch der Ton einer zweiten gleich hohen Stimmgabel zugeführt wird, und der Ton durch Aufsetzen und Abheben der Gabel vom Schlauch unterbrochen wird. Hingegen ändert sich der Ton der Gabel vor dem hörenden Ohr oder auf dem Kopfe bei allen sicher einseitig Tauben bei diesem Versuch nicht.

11. Der Verlauf der Funktionsstörungen bei der Labyrinthitis ist im allgemeinen so, daß die Fortschritte, wie schon erwähnt, meistens in Anfällen oder apoplektiform mit MENIÈREschen Symptomen auftreten, es gibt aber auch Formes frustes mit mildem, gleichmäßigem Verlauf. Da, wie schon

---

[1]) TONNDORF: Gesellschaft deutscher Hals-, Nasen- und Ohrenärzte 1924.
[2]) SCHÖN u. GOLDBERGER: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngol.-Rhinol. Bd. 58, S. 785. 1924.
[3]) MALAN: Arch. internat. de laryngol., otol.-rhinol. et broncho-oesophagoscopie. Jg. 1925, Aprilheft.
[4]) FRÖSCHELS: Zitiert aus Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 4, H. 10, S. 457. 1924.
[5]) Vgl. WAETZMANN: Ton, Klang und sekundäre Klangerscheinungen. Dieses Handb., diesen Band S. 563.
[6]) RUTTIN, Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 112, S. 102. 1923.

erwähnt, Betroffensein des ganzen Labyrinths das häufigere ist, so betreffen die funktionellen Störungen meistens den Cochlearis und Vestibularis gemeinsam. Hierbei genügen schon entzündliche Veränderungen der Endolymphe allein ohne Schädigung des Sinnesepithels zur völligen Aufhebung der Hörfunktion. In Fällen letzterer Art und in allen Fällen seröser Entzündung können die Hörstörungen mit Hinterlassung einer leidlich guten Hörfunktion abklingen. Das gilt natürlich noch mehr von den Fällen, wo sich im Verlaufe einer Mittelohrentzündung nur eine Bedrohung des Labyrinths geltend macht und wohl nur mit einem kollateralen Ödem zu rechnen ist.

Diese Bedrohung ist anzunehmen, wenn — besonders beim gleichzeitigen Bestehen vestibulärer Störungen — allmählich im Verlaufe einer Media das Tongehör bis zur kleinen Oktave ausfällt bei nach der oberen Grenze zu sinkender Hörkurve; Taubheit für a^1 zeigt nach Bezold schon völlige Funktionsunfähigkeit des Sinnesorgans an. Wenn Töne oberhalb a^1 vom labyrinthlosen Ohr noch gehört werden, so zeigt das nach Bezold nur die Unmöglichkeit, das gesunde Ohr fest genug abzuschließen.

12. *Bei der ausgebildeten Neuroepitheldegeneration* entsprechen naturgemäß die gesetzten Ausfallerscheinungen denen bei den Endstadien der Labyrinthitis, beim Hydrops Labyrinthi denjenigen des Anfangs- und Höhestadiums der Labyrinthitis, vorausgesetzt, daß Komplikationen fehlen. Schwerhörigkeit, vestibuläre Untererregbarkeit, Entstehung in der Form von Attacken mit Dekompensationsstörungen in der Anamnese charakterisieren hierbei die Labyrinthitis, während die genuine Neuroepitheldegeneration langsam, schleichend, ohne Dekompensationsstörungen in der Anamnese und gewöhnlich auf dem Boden einer der vorher genannten konstitutionellen Erkrankungen entsteht. Auch die Versuche Runges, durch seinen Wasserfüllversuch reine Neuroepithel- und Cochleardegeneration voneinander abzugrenzen, wird in Ziff. II, 22 eingegangen werden.

13. Auf das *Falschhören* und *Doppelhören* wird an anderer Stelle eingegangen (s. IV, 22).

14. *Die subjektiven Geräusche bei der Labyrinthitis* pflegen am stärksten im Beginn und im Höhestadium zu sein sowie beim Auftreten eines neuen Anfalls und haben dann oft den Charakter diffusen Sausens von unbestimmter Höhe, auch mit tiefer Komponente. Aber auch hohes Klingen oder Tönen kommt schon zu Beginn vor. Hierbei sei bemerkt, daß ein brauchbares Verfahren zur Bestimmung der Geräuschhöhe oder zur Messung ihrer Intensität bisher nicht existiert. Auch bei den Labyrinthitiden auf konstitutioneller Grundlage, besonders denen bei Nephritis kann das Sausen sehr heftig sein, solange noch neue Schübe sich bemerkbar machen. Ist das Leiden abgelaufen, dann pflegen die diffusen Geräusche abzuklingen oder mehr einem Tönen oder hohem Klingen Platz zu machen. Im Anfangs- und Höhestadium sind die Geräusche — z. B. bei Nephritis — häufig mit starker Hyperaesthesia acustica verbunden. Bemerkenswert ist, daß auch nach völliger Ausstoßung der Schnecke als Sequester die Geräusche persistieren können, sie können dann also nur einer Acusticuserkrankung entstammen.

Wie sind nun die subjektiven Geräusche physiologisch erklärbar? Wir wollen dabei als festgestellt ansehen, daß es ein besonderes Perzeptionsorgan für Geräusche nicht gibt, daß letztere wie die Klänge aus einer Summe von Tönen zusammengesetzt sind, daß also die subjektiven Geräusche ebenso wie die objektiven zum Funktionsbereich des Cochlearis gehören. Wir wollen weiterhin mit Hegener[1]) als subjektive Geräusche alle diejenigen zusammenfassen, bei denen — es mag sich um wirkliche Geräusche oder Töne

[1]) Hegener: Dtsch. otolog. Ges. 1909.

handeln — eine Schallquelle im Ohr oder seiner Umgebung objektiv durch den Untersucher (Otoskop) nicht feststellbar ist. Hierbei sind entotische oder periotische Geräusche solche, bei denen sich eine Schallquelle im Ohr oder seiner Umgebung befindet, subjektive Geräusche im engeren Sinne solche, die einer nichtakustischen Reizung des Hörnervenapparats entstammen. Es darf ja nicht unbeachtet bleiben, daß Gehörsempfindungen auch durch nichtadäquate Reize (elektrische, mechanische, thermische usw.) entstehen können. Die subjektiven Gehörsempfindungen sind Vorgänge, bei denen Gesundheit und Krankheit unmerklich ineinander übergehen, denn auch der völlig Gesunde hört in der Stille selbst beim Fortfall jedes äußeren Schalles kontinuierliche, ganz leise entotische Geräusche verschiedener Höhe und Stärke, als deren Quelle die Geräusche des Blutumlaufs, der Atmung, der Bewegungen und zweitens Reizungen der Cochlearisbahn auf dem Wege vom Cortischen Organ bis zum Zentrum anzusprechen sind. Diese Reizungen können bedingt sein durch Entzündungen, Druck, Hyperämie, kollaterales Ödem, Verringerung der Blutzufuhr (Arteriosklerose, Angiospasmus), sie können aber auch Stoffwechselprozessen und intracellulären Molekularvorgängen in den Sinneszellen und Acusticusneuronen entstammen [Schaeffer[1])], wie es z. B. für die physiologischen Geräusche in der Stille anzunehmen ist. Die glockentonartigen, in der Schwangerschaft mehrfach beobachteten Geräusche sind wohl auf allgemeine, sich auch am Innenohr äußernde Zirkulationsstörungen zu beziehen. Die Reizungen der Acusticusbahn werden dem Verständnis nähergerückt durch Brenners Versuche, der durch galvanische Acusticusreizung Gehörsempfindungen hervorrief, die mit tiefem Sausen begannen und bei steigender Erregung bis zum hellen Klingen fortschritten. Ob nun die Geräusche primären Reizen der Cochlearisbahn oder Schwingungen der Labyrinthflüssigkeit auf dem gewöhnlichen akustischen Wege entstammen, ist gewöhnlich kaum zu entscheiden. Die Ursachen können wohl wechseln, und dadurch können die Geräusche auch ihrer Art nach variabel sein. Wittmaack hält die rhythmischen Geräusche bei intaktem Ohr im allgemeinen für arterielle, unter abnormen psychischen oder somatischen Bedingungen hörbar gewordene Gefäßgeräusche, auch die Liquorbewegung im Schädelinneren kann, wenn sie durch Blutdrucksteigerung verstärkt ist, als rhythmisches Geräusch gehört werden.

Schaeffer[1]) hält es für möglich, beim gleichzeitigen Auftreten zweier, in der Höhe nahe beieinander liegender Töne die Ursache zu erkennen, und zwar an Schwebungen, die nach der Helmholtzschen Theorie auftreten müssen, wenn auf akustischem Wege zwei Töne gleichzeitig auf die Basilarmembran übertragen werden, und beide Schwingungszonen teilweise übereinandergreifend sich decken. Schwebungen würden hiernach dafür sprechen, daß mindestens einer der Töne auf akustischem Wege entstand, was aber nicht umgekehrt gilt.

Intermissionen, pulsierender Charakter der Geräusche sprechen nicht ohne weiteres für Gefäßgeräusche, man kann da auch an periodisch an- und abschwellende innere Erregungen denken. Übrigens müssen Gefäßgeräusche nicht ohne weiteres extralabyrinthär entstehen, es kann sich vielmehr, wie Mayer hervorhebt, auch um *Autoauscultation von Gefäßgeräuschen des Labyrinths* bei gesteigertem Druck handeln.

Daß bei Innenohrerkrankungen die subjektiven Geräusche eine hohe Tonlage haben, erklärt sich unschwer. Zunächst und vorzugsweise liegt die Erklärung darin, daß Innenohraffektionen vorwiegend in der Gegend der *oberen* Windungen lokalisiert sind, wo wir ja nach Helmholtz die Entstehung der hohen Töne zu suchen haben. Sind nur eine oder nur wenige benachbarte Cochlearisfasern dieser Region gleichmäßig und andauernd betroffen, oder handelt

[1]) Schaeffer: Dtsch. otolog. Ges. 1909.

es sich um umschriebene feinste intracelluläre Veränderungen in Sinneszellen oder Ganglienzellen — beides kann man sich am leichtesten bei den Affektionen des peripheren Neurons vorstellen —, so entsteht ein hoher Ton, während ein Geräusch wie beim Niederdrücken vieler unmittelbar aufeinanderfolgender Tasten des Klaviers entsteht, wenn eine relativ längere Strecke der Basilarmembran befallen wird, oder wenn die Erregung an mehreren Stellen gleichzeitig vorhanden ist, bald hier, bald dort in rascher Folge ihre Intensität wechselt oder schwebungsartig intermittiert oder sonst sich unregelmäßig verhält (Schaeffer). Hieraus erklärt es sich, daß bei der frischeren Labyrinthitis, wo ja die Reizung ausgedehnterer Gebiete erfolgt, ein Geräusch, ein diffuses Sausen auch mit tiefem Unterton prävalieren kann.

Eine weitere Erklärung dafür, daß die subjektiven Gehörswahrnehmungen bei Innenohraffektionen meistens eine hohe Tonlage haben, ergibt sich daraus, daß gerade die Reizbarkeit der für die 3-gestrichene Oktave und deren Nachbarschaft abgestimmten Fasern eine besonders große ist. Letzteres erklärt es auch, daß beim Schwingen einer breiteren Strecke der Basilarmembran oder bei plötzlicher Reizung des Gesamtlabyrinths — z. B. plötzlicher, sich nicht momentan ausgleichender Druckerhöhung durch plötzliche, übermäßige Eintreibung des Stapes in das Labyrinth — ein hohes Klingen entsteht. — Weiterhin ist nach Schaeffer beachtenswert, daß in der oberen Tonregion, etwa von der 3-gestrichenen Oktave an aufwärts, eine ganze Anzahl benachbarter Acusticusfasern gleichzeitig gereizt werden kann, ohne daß die Verschiedenheit der einzelnen Teiltöne klar erkannt wird. So erklärt es sich, daß im allgemeinen nur ein Ton gehört wird.

Die gleichen Reize, die subjektive Gehörswahrnehmungen auslösen, bedingen wohl auch die Entstehung der *Hyperaesthesia acustica*, so daß die Ursachen beider meistens zusammenfallen dürften. Es wird hierauf in dem Kapitel „Peripheres Neuron“ (s. II, 29) näher eingegangen werden.

II. Die Erkrankungen des peripheren Neurons.

1. Die Hörnervenelemente des peripheren Neurons zeichnen sich durch große Vulnerabilität gegenüber den mannigfachsten Schädlichkeiten in so hohem Grade aus, daß bei jeder chronischen progressiven Schwerhörigkeit, wenn Otosklerose ausgeschlossen ist, stets in erster Reihe an das periphere Neuron gedacht werden muß.

Für diese elektive Verletzbarkeit des Acusticus werden mancherlei Gründe ins Feld geführt. Man beschuldigt ganz allgemein den komplizierten Bau des Cortischen Organs und das jugendliche Alter des Acusticus [Dean und Bunch[1]) nennen ihn etwa 2 Millionen Jahre jünger wie die Retina), man beschuldigt ferner sein Eingeschlossensein in starres, unnachgiebiges, stellenweise von weiten lymphatischen Räumen umgebenes Knochengewebe, ferner den Umstand, daß die ernährenden Arterien als Endarterien zu bezeichnen sind trotz kleinerer Anastomosen zwischen Mittelohr und Labyrinth. Außerdem sind die Ganglienzellen des Ganglion cochleare kleiner als die sonstigen, sie sind bipolar und im Gegensatz zu allen sonstigen von Markhüllen umgeben, so daß dieses nach Wittmaack einem Stehenbleiben auf einer früheren Entwicklungsstufe gleichkommt.

2. Unter den Ursachen, die zur Degeneration des peripheren Neurons führen können, sind zu nennen die Schädigungen durch hochwertigen Schall und Explosionen (Schwerhörigkeit der Kesselarbeiter, Schlosser, Schmiede, der Artilleristen, Jäger, des Eisenbahnbetriebspersonals), akute und chronische Intoxikationen (Chinin, Salicyl, Nicotin, Alkohol), akute und chronische Infektionen und In-

[1]) Dean u. Bunch: Laryngoscope Bd. 33, S. 4. 1923.

fektionskrankheiten (Scharlach, Typhus, Masern, Mumps, Influenza, Lues, septische Allgemeininfektionen, Lungentuberkulose usw.), Konstitutions- und Kreislaufstörungen (Diabetes, Gicht, Arteriosklerose), vorgerücktes Lebensalter (Altersschwerhörigkeit), chronische Mittelohreiterungen, mechanische Insulte (Telephonisten, Caissonarbeiter, Kopftraumen). Kombinationen mit Neuroepitheldegeneration sind nach WITTMAACK nicht selten und auf die Gleichartigkeit der Ursachen zurückzuführen.

3. Um nun auf die einzelnen Formen der Degeneration des peripheren Neurons einzugehen, so sind *die Schallschädigungen* das Prototyp dieser Erkrankung. Nur hochwertiger Schall kann durch Überreizung zu Schädigungen führen, zu Schwingungen der Basilarmembran, die an der Grenze des Normalen und Pathologischen liegen.

Als hochwertiger Schall kommen praktisch besonders in Frage Hammerschläge, Pfiffe, Maschinenlärm, Kanonendonner, Knattern von Infanterie- und Maschinengewehrfeuer. Hierbei kann bei starker Intensität ein Knall, ein Pfiff zur Schädigung genügen, oder es kommt erst bei wiederholten kurzen oder kontinuierlichen chronischen Einwirkungen zur Schädigung. Die Experimente und klinischen Erfahrungen (SIEBENMANN, v. EICKEN, REINKING) haben gelehrt, daß die Unterbrechung der Kette der Ossicula durch Amboßextraktion vor der Entstehung von Schallschädigungen schützt, daß also die Luftleitung bei der Entstehung der Schallschädigung das Wesentliche ist. Nach WITTMAACK sollen aber auch an sich unterschwellige Schallreize trotzdem Schaden stiften können, wenn sie gleichzeitig und lange Zeit in Luft- und Knochenleitung zugeführt werden. Auch GÖRKE[1]) entscheidet sich für beide Wege, wobei die Schallzuleitung auf dem physiologischen Wege durch die Luft der Hauptweg sei. Die Frage, Schallwellen oder Luftstoß, d. h. akustisches Trauma im engeren Sinne oder mechanische Erschütterung durch den Luftstoß, beantwortet GÖRKE dahin, daß bald das eine, bald das andere Moment wirksam sei. Wie wirkt nun gegebenenfalls der Luftstoß, aerotympanal oder osteotympanal oder rein ossal? GÖRKE meint, daß bei rein akustischer Wirkung vorwiegend der aerotympanale Weg begangen wird, ebenso bei einem Luftstoß geringerer Intensität, daß dagegen bei solchen stärksten Grades neben den aerotympanalen auch der osteotympanale oder rein ossale Weg in Betracht kommt.

Auch die nach längeren Flügen temporär auftretende und mit subjektiven Geräuschen verbundene *Fliegerschwerhörigkeit* führt SCOTT[2]) auf Grund von Versuchen in einer amerikanischen Fliegerschule (in einer pneumatischen Kammer verursachten plötzliche starke Luftdruckschwankungen keine Hörstörungen) auf Schallschädigung durch die kontinuierlichen, überaus heftigen Motorgeräusche zurück und stellt sie damit in eine Reihe mit der Hörstörung der Kesselschmiede und Lokomotivführer. Nur Fälle mit Tubenstenose, die durch Schlucken und Gähnen einen Ausgleich der Druckverhältnisse nicht gestatten, würden hiervon auszunehmen sein.

Das pathologisch-anatomische Substrat der Schallschädigung ist an Meerschweinchen eingehend studiert worden, auch bei Tauben zeigten sich die entsprechenden Veränderungen, ebenso reagierten nach KIMURA[3]) im Gegensatz zu MARX und RÖHR Mäuse in gleicher Weise auf Schallschädigungen. Das Wesen der gesetzten Veränderungen ist die Degeneration des peripheren Neurons des Cochlearis, sich äußernd im Untergang der Sinneszelle des CORTIschen Organs und im Zerfall der Nervenfasern und Ganglienzellen bis zum Auftreten von Lichtungen, wozu sekundär eine Atrophie der Stützzellen des CORTIschen Organs treten kann, die durch schwere Traumen, wie experimentelle Luftschallschädigungen lehrten, an den ergriffenen Stellen sogar aus ihrem Zusammenhang gelöst werden und nachträglich untergehen können [STEURER[4])]. Jedenfalls können nach STEURER die degenerativen Veränderungen der Papilla basilaris nicht Folgen der Degeneration des Nervenapparates sein. Neu ist, daß POPOFF[5]) nach länger dauernder Einwirkung von Schallreizen (1 Jahr) auch Veränderungen an der knöchernen Schneckenwand fand, und zwar beginnend mit Bindegewebsneubildung in den perilymphatischen Räumen der Schnecke; weiterhin nahm das Bindegewebe Knochenstruktur an und wurde so nach völliger degenerativer Atrophie des CORTIschen Organs die Schnecke mit Knochensubstanz ausgefüllt.

---

[1]) GÖRKE: Handbuch der Neurologie von LEWANDOWSKI. Berlin: Julius Springer 1924.
[2]) SCOTT: Zentralbl. f. Ohrenheilk. 1923, III, S. 3.
[3]) KIMURA: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 8, S. 13. 1924.
[4]) STEURER: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 4, H. 1. 1923.
[5]) POPOFF: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Jg. 57, H. 8. 1923.

Bei den Degenerationen anderer Ätiologie sind die pathologisch-anatomischen Veränderungen im wesentlichen die gleichen.

Den *Beginn des Prozesses* verlegen Siebenmann und seine Schüler in die Sinneszellen des Cortischen Organs, die hiernach zunächst isoliert befallen sind. Von hier soll der Prozeß zentralwärts auf Nervenfasern und Spiralganglion fortschreiten und dann evtl. sekundär auch der Stützapparat des Cortischen Organs erkranken. Hierbei wird ein Unterschied zwischen Knall- und Pfeifenwirkung angenommen. Erstere gehören zu den besonders intensiven Schallreizen. Nach Hösslins Schießversuchen schädigt Knall schon bei größerer Entfernung sofort Sinnes- und Stützapparat gleichzeitig, es soll sogar bei Intaktbleiben der Peripherie das ganze Cortische Organ sofort zertrümmert werden können. Bei Pfeifenwirkungen hingegen sind anfangs allein die Sinneszellen beteiligt. In gewissem Gegensatz hierzu ist nach Wittmaack bei den Schallschädigungen von vornherein das ganze periphere Neuron befallen. Auch Popoff[1]), der weiße Mäuse Schallreizen von verschiedener Höhe aussetzte, sah den Degenerationsprozeß in den äußeren Haarzellen beginnen, und zwar bereits nach 7 Tagen. Weiterhin wurden der Stützapparat des Cortischen Organs und die angrenzenden Teile des häutigen Labyrinths ergriffen. Nach Kimura[2]) — der übrigens bei Tauben und Mäusen die stärksten Schädigungen nach Pfiffen, die geringeren nach Knalleinwirkungen sah, und zwar, wie er meinte, weil der Knall nur einmal einwirkte, der Pfiff aber längere Zeit hindurch — bestanden die leichten, also wohl auch die beginnenden Schädigungen in einer Verlagerung der Sinneszellen im untersten Teil der Schneckenwindung, bei stärkerer Schädigung war der derartig veränderte Bezirk größer oder die ganze Schnecke betreffend. Außer dieser „Durchrüttelung" der Sinneszellen fanden sich ähnliche Veränderungen an den der Form nach unverändert gebliebenen Pfeilern. In den Ganglienzellen beginnt der Prozeß nach Kimura mit einer mehr oder weniger starken Quellung des Zelleibes, die er aber nicht wie Yoshii als Chromatolyse auffaßt, weil die chromatische Substanz bzw. die Nisslschen Körperchen auffallend lange scharf gefärbt hervortreten. Weiterhin kommt es zum Zerplatzen der Zellhüllen und zum stärkeren Auseinanderfallen der Zellen, so daß nach längerer Pfiffeinwirkung die eben erwähnten Lichtungen auftreten. An den Nervenfasern sah Kimura die gleichen Veränderungen wie Wittmaack und seine Schüler. Es fiel Kimura auf, daß die eben genannten Lichtungen in den Ganglienzellenlagern nach Knalleinwirkungen sofort und nicht erst nach längerer Einwirkung auftraten, und daß sich an den Stellen der ausgefallenen Zellen vielfach direkte Zelltrümmer fanden. Er schließt hieraus, daß der Knall als traumatischer Insult wirkt, daß er eine momentane Flüssigkeitsverschiebung bzw. -kompression und dadurch eine mechanische Zerstörung und Zerquetschung auslöst. Bei den längere Zeit nach der Knalleinwirkung getöteten Tieren fand Kimura keine Unterschiede gegenüber den Schädigungen durch Pfiff, und er hält wie Wittmaack und andere die von Yoshii diesbezüglich befundenen weitergehenden Veränderungen für agonale.

Lokalisiert ist die Erkrankung — und das gilt wiederum von allen Formen degenerativer Erkrankung des peripheren Neurons — mit größter Häufigkeit in die Basalwindung, und zwar besonders in die Stelle des Übergangs von der zweituntersten in die unterste Windung, also in eine Stelle, die den Sitz der oberen Töne darstellt, bei der Taube befindet sich die Lokalisation nach Kimura[2]) an dem untersten Teile des Ductus cochlearis, ohne das unterste Ende ganz zu erreichen, bei der Maus vom unteren Pol der Schneckenskala an gemessen an der gleichen Stelle wie beim Meerschweinchen, nicht aber von oben her gemessen. Ob hier Widersprüche zur Helmholtzschen Theorie vorliegen und besondere biologische und physiologische Gesetze in Frage kommen, müßten nach Kimura weitere vergleichende Untersuchungen lehren, es ist dieses aber wohl nicht anzunehmen (s. II. 23). Der *Verlauf* kann sehr leicht sein mit völliger Wiederherstellung oder mittelschwer und klinisch schnell fortschreitend oder schwer in Form des langsamen, aber kontinuierlichen Fortschreitens bis zum totalen Schwund des befallenen Bezirkes[3]).

4. *Den Schädigungen durch Explosion und Detonation* kommt trotz mancher Gemeinsamkeiten mit den reinen Schallschädigungen eine Sonderstellung zu, weil neben der Schalleinwirkung (Knallton) noch die starken aero-dynamischen Einwirkungen auf das Trommelfell, durch die der Stapes in den Vorhof gestoßen

[1]) Popoff: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 57, H. 2 u. 4.

[2]) Kimura: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 8, S. 13. 1924.

[3]) Über das Auftreten multipler Blutungen in den Cochlearis und Vestibularis (Menieresche Anfälle) im Verlauf von Nervenschwerhörigkeit bei Leukämikern und Nichtleukämikern s. Alexander u. Manasse: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 55, H. 3. 1908. S. auch Fußnote zu Ziffer III, 4.

wird, die Kopferschütterung durch die Luftwelle, der Gasdruck, die chemische Wirkung, die psychische Komponente eine Rolle spielen[1]).

Es können daher, von der psychogenen Einwirkung abgesehen, die zarten Elemente des Cortischen Organs viel heftiger und stärker ergriffen und zerstört werden wie bei reiner Schalleinwirkung, so daß Popoff[1]) nach Explosion von Trofil in verschiedenen Entfernungen bei Mäusen neben reichlichen Blutungen in allen Teilen des Gehörorgans schwere Veränderungen des Cortischen Organs (Haarzellen) fand. Wenn Kompanejetr[2]) auf Grund seiner Untersuchungen an 150 Fällen nach verschiedenen Zeitintervallen zu dem Schluß kommt, daß es sich in einem Teil der Fälle um organische Veränderungen des Ohres handelt (Blutungen in den Endolymphraum usw.), während in einem anderen Teile lediglich funktionelle Veränderungen in Frage kommen, so wird dadurch an dem bisherigen Standpunkte nichts geändert, wie ihn z. B. Görke[3]) recht anschaulich dargestellt hat. Görke weist darauf hin, daß die Tendenz, jeder traumatischen Ohrschädigung einen materiellen Grund unterzuschieben, mit Recht revidiert worden sei, und daß es bei der Entstehung von hysterisch-funktionellen Störungen darauf ankäme, daß das fragliche Ereignis — also eine erschreckende Schalleinwirkung — eindrucksvoll auf die Psyche des Betroffenen war. Daß aber gerade der Oktavus es ist, der funktionell mit bevorzugter Häufigkeit geschädigt wird, erklärt sich daraus, daß das Ohr in dem entscheidenden Moment im Blickpunkt der Psyche stand.

5. Was *die Degenerationen durch akute und chronische Intoxikationen* anlangt, so sind die Schädigungen durch Salicyl und Chinin am längsten bekannt, außerdem kommen solche durch Blei, Alkohol, Arsen, in anscheinend seltenen Fällen auch durch Oleum chenopodii und Fleischvergiftung in Betracht. Dem früher gegen Otosklerose so gepriesenen Phosphor schreibt neuerdings Trimorchi[4]) eine Tendenz zu vermehrter Kongestion und Gefäßneubildung im Labyrinth zu.

Als Ursache der Schädigung durch Salicyl und Chinin nahm man früher Blutergüsse an, bis Wittmaack feststellte, daß es sich um Degeneration des peripheren Neurons handelt. Schroeder[5]) stellt allerdings neuerdings die von Wittmaack angenommene elektive Wirkung dieser Mittel auf das Ganglion spirale im Sinne Nisslscher Zellveränderungen wieder in Abrede. — Der Alkohol hat nach den Tierversuchen Nakamuras[6]) elektive Wirkung auf die drei Bestandteile des peripheren Neurons (Haarzellen, Spiralganglien, Nervenfasern). Der vorwiegend deszendierende Prozeß befällt bei Äthylalkoholwirkung vorwiegend und am stärksten die 1. Windung, wo er zu beginnen scheint, bei Methylalkoholschädigung die 1. oder 2. oder 3. oder alle 3 Windungen. Das Nicotin greift nach Jonkoffs[7]) experimentellen Befunden vorwiegend in der Kerngegend an. Andererseits darf man wohl annehmen, daß auch der Nervenstamm in ausgesprochenen Fällen mit ergriffen ist (zackiges Hörrelief, relativ schlechte Perzeption hoher Töne, auffallend gute Knochenleitung).

6. Unter den Konstitutionskrankheiten weisen Scheibe[8]) sowie Germán und Kelemen[9]) als Ursache für Degenerationen der *Gicht* eine Rolle zu.

Bei allmählich eintretender doppelseitiger Hörstörung vom Typ der Innenohrschwerhörigkeit ist nach Scheibe bei Gichtikern an einen degenerativen Nervenprozeß zu denken, während bei Einseitigkeit mehr mit gichtischen Ablagerungen in den Gelenken der Ossicula zu rechnen sei. Aber auch bei einseitigen akuten Hörstörungen sei meistens ein Ausfall der hohen Töne auch auf dem zweiten Ohr festzustellen. Es sei deshalb anzunehmen, daß die Einengung der oberen Tongrenze und damit die ja von letzterer abhängige *Schwerhörigkeit im Lärm* ein ziemlich häufiges Symptom der Gicht sei, besonders bei Beiderseitigkeit. Die gichtische Schwerhörigkeit hat nach Scheibe die Neigung, stationär zu bleiben. Germán und Kelemen[9]) fanden bei einer Anzahl von Fällen mit Nervenschwerhörigkeit einen er-

[1]) Rhese: Die Kriegsverletzungen und Kriegserkrankungen von Ohr, Hals und Nase, 1918.
[2]) Kompanejetr: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 8, S. 155. 1924.
[3]) Görke: Handbuch der Neurologie von Lewandowsky. Berlin: Julius Springer 1924.
[4]) Trimorchi: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 109, S. 213.
[5]) Schroeder: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 37, H. 2. 1915.
[6]) Nakamura: Passows Beitr. Bd. 8, H. 1/2. 1914.
[7]) Jonkoff, zitiert nach Kobrak: Folia-oto-laryngol. I. Tl. Orig.: Zeitschr. f. Laryngol., Rhinol. u. ihre Grenzgeb. Bd. 13, H. 3, S. 295. 1925.
[8]) Scheibe: Verhandl d. Ges. dtsch. Naturforsch. u. Ärzte 1920.
[9]) Germán u. Kelemen: Gesellschaft deutscher Hals-, Nasen- und Ohrenärzte, 1924.

höhten Blutharnsäurespiegel und betrachten diese Fälle als Manifestation einer Störung im Nucleinstoffwechsel, durch dessen Beeinflussung sich das Hörvermögen bessern lasse.

7. Wichtig sind die *Innenohrerkrankungen der Diabetiker.* Selbstverständlich kann nicht bei jeder Nervenschwerhörigkeit eines Diabetikers als Ursache der Diabetes in Anspruch genommen werden, es besteht aber meines Erachtens andererseits kein Zweifel darüber, daß es eine rein diabetisch bedingte Innenohrschwerhörigkeit gibt.

Das beweisen die Hörstörungen der jugendlichen Diabetiker, bei denen eine gleichzeitige Arteriosklerose oder Presbyakusis nicht in Frage kommt, das beweisen weiterhin die Fälle, bei denen durch antidiabetische Therapie und Verminderung des Zuckergehaltes (Diät, Karlsbad, Neuenahr) die Hörstörung geheilt oder gebessert wurde. Sichere Beobachtungen dieser Art liegen vor [Heim, Brieger[1]), Edgar[2])]. Die Hörstörung wird von einzelnen Autoren vorzugsweise in den Nervenstamm mit sekundärer Beteiligung des Ganglion spirale lokalisiert (Siebenmann usw.) und als retrolabyrinthäre Neuritis aufgefaßt, während es sich nach Wittmaack um eine konstitutionell-dyskrasische Form der Degeneration des peripheren Neurons handelt mit besonderer und primärer Lokalisation im Ganglion spirale. Er fand bei einem jungen Mädchen die Zahl der Nervenfasern besonders in der Basilarmembran und die Zahl der Ganglienzellen besonders in den unteren Windungen stark reduziert, auch Zerstörung vieler Sinneszellen bei intakten Stützzellen. Wertheim[3]) spricht von einer *Neuritis degenerativa cochlearis atrophicans diabetica.* Infolge der veränderten Blutmischung erliegen die Nervenelemente gewissen Noxen leichter wie in der Norm, wobei über die primäre Mitwirkung von Bakterientoxinen, also von infektiös-toxischen Vorgängen, nichts auszusagen sei. Der Vestibularis ist fast intakt, es gibt aber auch Fälle, wo er gleichzeitig oder sogar allein erkrankt ist. Steinbrügge beobachtete im Verlauf von akuter Media von Diabetikern hämorrhagische Infarktbildung im Labyrinth und im Nervus acusticus [Wertheim[3])]. Zwar findet sich Innenohrschwerhörigkeit besonders bei den schweren Diabetesfällen, sie ist aber auch bei den leichteren Fällen nicht selten.

8. *Die arteriosklerotische Schwerhörigkeit* ist in Betracht zu ziehen bei jeder allmählich sich einstellenden Schwerhörigkeit vom Typ der Innenohrschwerhörigkeit älterer Leute, bei denen ein sonstiger ätiologischer Anhaltspunkt fehlt und auf Arteriosklerose hindeutende Allgemeinerscheinungen vorliegen. Subjektive Geräusche können das Initialsymtpom sein. Auch bei der *Altersschwerhörigkeit* (Presbyakusis) dürfte nach Wittmaack sehr oft eine arteriosklerotisch bedingte Nervendegeneration mitsprechen. Über das Tonprüfungsbild bei derselben s. II, 25, über subjektive Geräusche s. II, 29.

Im ganzen ist die Altersschwerhörigkeit aufzufassen als eine durch das Alter bedingte Aufbrauchkrankheit in Kombination mit Arteriosklerose, wobei die Veränderungen nicht unbedingt auf den Cochlearis beschränkt zu bleiben brauchen. Während Manasse und Jaehne[4]) den Beginn vorzugsweise in Degenerationsherden des Cochlearis suchen, von wo der Prozeß evtl. bis zum Cortischen Organ weiterschreitet, und die Veränderungen für identisch halten mit der progressiven chronischen labyrinthären Schwerhörigkeit Manasses, ist nach Wittmaack das Wesentliche die degenerative Neuritis mit evtl. sekundärer Atrophie des Cortischen Organs. Am schwersten pflegt auch hier die Basalwindung befallen zu sein. Letzteres erklärt sich leicht, wenn man arteriosklerotischen Gefäßveränderungen eine ursächliche Rolle beimißt, durch die Art der Gefäßversorgung. Die Spitzenwindung und die mittlere werden ja von der Art. cochlearis propria, einem Ast der Art. auditiva interna, versorgt, die Basalwindung von dem Ramus cochlearis, der gleichfalls aus der Auditiva interna stammenden Art. vestibulo-cochlearis. Nun ist der Ramus cochlearis nur ein Zweigast, während die mittlere und Spitzenwindung durch einen Vollast versorgt werden. Letzterer ist widerstandsfähiger und bei Erkrankungen des Stammes der Auditiva interna wird daher die Basalwindung zuerst und vorzugsweise befallen [Szász[5])]. Das gleiche ist erst recht der Fall, wenn der Ramus cochlearis isoliert erkrankt ist. Nur ein vorzugsweises Befallensein der Art. cochlearis propria könnte also hiernach bewirken, daß bei arteriosklerotisch bedingten

[1]) Brieger: Klin. Beitr. z. Ohrenheilk. 1895.
[2]) Edgar: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 49. 1915.
[3]) Wertheim: Zentralbl. f. Ohrenheilk. 1924, IV, S. 8.
[4]) Manasse u. Jaehne: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 55, H. 3 u. 4. 1914.
[5]) Szász: Folia-oto-laryngol. II. Tl. Ref.: Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. u. Rhino-Laryngol. Bd. 23, H. 11/12, S. 330. 1925.

Hörstörungen die tiefen und mittleren Töne als die ersten geschädigt werden, wenn man von sonstigen hier ätiologisch in Frage kommenden Faktoren absieht. Einzelne Autoren machen auf die Ähnlichkeit der arteriosklerotischen Hörstörungen mit den angioneurotischen Oktavuskrisen aufmerksam und, wie BRUNNER[1]) sich ausdrückt, auf die „Gefäßkrisen im Bereich der hinteren Schädelgrube bei permanenter arterieller Hochspannung", und SZASZ wiederum glaubt auf die große Ähnlichkeit der echten angioneurotischen Oktavuskrisen mit der heute im allgemeinen als Gefäßkrampf durch Sympathicusreizung aufgefaßten Migräne hinweisen zu sollen. Das Schlimme hierbei ist nur, daß alle diese Bilder nur anatomisch-theoretisch konstruiert sind, der pathologisch-anatomische Nachweis aber fehlt. Interessant ist übrigens, daß MAYER[2]) bei der Altersschwerhörigkeit eine eigentümliche Verdickung der Membrana basilaris mit Kalkeinlagerung in diese Verdickung fand, die als ätiologisches Moment eine bisher allerdings noch nicht aufgeklärte Rolle spielen könnte.

9. Unter den Infektionskrankheiten verdient die epidemische Parotitis eine besondere Erwähnung, die gern zu leichterer oder schwererer Schwerhörigkeit mit oft heftigsten subjektiven Geräuschen von vorübergehendem und dauerndem Bestehen, auch zur Taubheit (*Mumpstaubheit*) führt.

Die Ohrenkomplikation kann mit der Drüsenerkrankung gleichzeitig einsetzen oder ihr 3—15 Tage folgen oder ihr um einige bis etwa 9 Tage vorausgehen [LINCK[3])]. Ursache ist das infektiös-toxische Mumpsgift, das auf dem Blut- oder Lymphwege in die Gegend der seitlichen Hirn- und Schädelbasis gelangt, ohne daß man indessen bisher weiß, wie die Erreger oder ihre giftigen Produkte mit dem Ohr in Berührung kommen, welche Teile desselben sie befallen. Im Sinne WITTMAACKS liegt wohl sehr oft eine Degeneration des peripheren Neurons vor, nach ALEXANDER ist aber auch an eine akut entzündliche, der Rückbildung fähige Labyrinthitis vom Typ der serösen Entzündung zu denken. VOSS hingegen denkt eher an eine Beteiligung des Hörnerven durch Meningoencephalitis, und die auch von anderen Autoren beobachteten Kombinationen mit vestibulärer und sogar facialer Beteiligung dürften durchaus dafür sprechen, zumal auch E. URBANTSCHITSCH in einem Falle von Mumpstaubheit meningeale Veränderungen fand. WOTZILKA[4]) hält es für möglich, daß die Innenohrerkrankung eine der Parotiserkrankung äquivalente Erscheinung, und zwar eine ödematöse Schwellung sei, wobei das Ödem bald das Labyrinth, bald die Nervenscheide oder die Meningen befallen könne.

10. Auf *die luetischen Erkrankungen des peripheren Neurons* wird in Abschnitt III eingegangen werden.

11. Auch *die Innenohrsymptome im Verlauf einer chronischen Mittelohreiterung* können durch eine Degeneration des peripheren Neurons, durch reine Atrophie des Neuroepithels bedingt sein als Ausdruck toxischer und zirkulatorischer Nachbarschaftsstörungen.

Der Beginn der Basilarwindung, die ja als Sitz der hohen Töne anzusprechen ist, also die Schneckentreppe, ist ja nur durch eine dünne Fenstermembran von dem chronischen Eiterherde getrennt, und die Diffusibilität des runden Fensters erleichtert die Überleitung vom Mittelohr her. Hierher gehört auch *die Cholesteatomtaubheit*, die WITTMAACK für durch Labyrinthdegeneration bedingt hält — Übertritt hydropisch wirkender Substanzen durch die Fenstermembran oder durch einen Bogengangsdefekt —, während NAGER-SIEBENMANN, SCHEIBE-BROCK eine abgeheilte Labyrinthitis annehmen[5]). Auch PANSE[6]) fand in einem Falle von Cholesteatomtaubheit Entzündung des Innenohres mit Bindegewebs- und Knochenneubildung. ZANGE meint, daß die im direkten Anschluß an eine Media auftretende Degeneration erst die Nervenendstelle angreife und dann zentralwärts weiterschreite, während bei Allgemeinerkrankungen erst der Nervenstamm und Ganglienapparat leiden und der Prozeß dann erst peripher fortschreite.

12. Auch des *Herpes zoster oticus*, einer von KÖRNER geprägten Krankheitsbezeichnung, ist hier zu gedenken, da auch diese Krankheit mit dem Hörnerven in Verbindung gebracht wird.

---

[1]) BRUNNER: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 58, S. 1. 1924.

[2]) MAYER: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 105, H. 1 u. 2. 1919.

[3]) LINCK (Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 111, S. 1. 1923) sieht in dem Zoster oticus das Vorbild für die Parotitis.

[4]) WOTZILKA: 3. Versamml. dtsch. Ohrenärzte in Prag 1923.

[5]) SCHEIBE-BROCK: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 67, H. 1 u. 2. 1913.

[6]) PANSE: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 68, S. 263. 1906.

Sie äußert sich in Herpeseruption an der Ohrmuschel sowie Schwerhörigkeit vom Typ der Innenohrschwerhörigkeit mit und ohne Facialislähmung und wird von Haymann[1]) als Affektion des Ganglion VIII bzw. VII und VIII auf infektiös-entzündlicher Grundlage aufgefaßt. Güttich[2]) stellte jedoch mehrfach durch Lumbalpunktion eine seröse Meningitis fest, die nach seiner Ansicht zu einer Neuritis des III., VII. und VIII. Hirnnerven geführt hat. Der Herpes zoster oticus ist daher nach ihm nur eine besondere Form der Polyneuritis. Für die meningogene Entstehung spricht nach ihm auch die meistens vorhandene leichteste Otitis media acuta, die der Ausdruck eines kollateralen Ödems oder die Folge einer meningogenen Labyrinthitis sei. Wie dem auch sei, die Auffassung des Zoster als einer entzündlichen Allgemeininfektion wird wahrscheinlich gemacht durch die Beobachtung von v. Bokays, daß das Varicellenvirus infolge bisher unbekannter Umstände statt einer allgemeinen Eruption einen typischen Zoster hervorrufen könne, und daß durch diesen Zoster die Varicellen auf andere Individuen übertragbar seien. Kundratitz[3]) bestätigte dieses durch Überimpfung von Bläscheninhalt des Herpes zoster. Es erschienen nach 9—12 Tagen kleine Papeln an den Impfstellen, die sich nach wenigen Tagen in Bläschen umwandelten.

13. Wenn mechanische Insulte das Innenohr beteiligen, wird nicht das periphere Neuron allein, auch nicht immer vorzugsweise geschädigt, es sind vielmehr ungemein oft auch andere Abschnitte des schallempfindenden Apparates betroffen. Trotzdem sollen die in Betracht kommenden Insulte in diesem Abschnitt ihre Erörterung finden. *Die Schwerhörigkeit der Telephonistinnen* zeigt, von den üblichen Innenohrsymptomen abgesehen, sehr gern eine psychische Komponente, deren Entstehung sich aus der ganzen Art der Tätigkeit ergibt.

Sieht man hiervon ab, so sind es besonders die hohen Klirrtöne und deren oft unerwartetes, plötzliches und verstärktes Auftreten, die durch die Häufigkeit der Wiederholung als Schallschädigung wirken, auch das ungemein lange, sich Monate und Jahre hindurch oft auf mehrere Stunden am Tage erstreckende Einwirken der dem Ohr unmittelbar anliegenden Schallquelle an sich kann wohl schließlich, besonders bei entsprechender Disposition, im Sinne überwertigen Schalles wirken.

14. Daß *die Caissonarbeiter* Innenohrschädigungen ausgesetzt sind, ist schon lange bekannt. Die Schwerhörigkeit der Caissonarbeiter kann alle möglichen Grade haben, sie ist zwar meistens vorübergehend, kann aber auch dauernd bestehen bleiben.

Sie entsteht entweder durch Überdruck beim Einschleusen (starke Behinderung des Gasaustausches durch die Tube, Verstopfung derselben, Überdruck im Mittelohr mit Einwärtsdrängung des Steigbügels) oder aber, und zwar vorzugsweise bei der Dekompression, durch Gasembolie. Letztere kann zu Schädigungen des häutigen Labyrinths und der peripheren Endigungen des Cochlearis führen, nach Thost[4]) ist auch mit Gasblasen im Knochen der das Ohr zusammensetzenden Teile zu rechnen. Heermann[5]) fand Verkürzung der Knochenleitung und der Hördauer hoher Töne in Luftleitung, und zwar um so stärker, je stärker der Einschleusungsdruck gewesen war. Bei der erneuten Kompression verschwanden die Störungen wieder, so daß sie wohl nur der Dekompression entstammten. Wenn Heermann bei den mit Menièreschen Anfällen einhergehenden Affektionen Gasblasen in den zentralen Bahnen annimmt, weil aus der Endolymphe austretende Gasblasen sich nur sofort nach der Dekompression äußern können, so ist hierfür wohl auch eine andere Art der Erklärung möglich. Shambaugh[6]) macht bezüglich der Embolien auf die Wichtigkeit des Verhaltens der einzelnen arteriellen Äste aufmerksam, wie sie bei den arteriosklerotischen und angioneurotischen Hörstörungen (s. II, 8) erwähnt sind, sowie darauf, daß nur zwei Venen zur Verfügung stehen, von denen die größere im Aquaeductus cochleae, die kleinere im Aquaeductus vestibuli verläuft. Embolien der Caissonarbeiter müssen daher immer zur Ausschaltung mehrerer Sinnesendstellen und zugleich zur Abschnürung bestimmter Schneckenteile von der Blutversorgung führen.

15. Innenohrschädigungen nach Kopftraumen (*posttraumatische Schwerhörigkeit*) sind praktisch von großer Bedeutung. Das Innenohr mit seinen zentralen

[1]) Haymann: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 1, H. 1 u. 2. 1921.
[2]) Güttich: Passows Beitr. Bd. 18, H. 1 u. 2. 1922.
[3]) Kundratitz: Zeitschr. f. Kinderheilk. Bd. 39, S. 379—387. 1925.
[4]) Thost: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 108, H. 1 u. 2. 1921.
[5]) Heermann: Volkmannsche Vorträge 1902.
[6]) Shambaugh: Zitiert nach Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 4, S. 511. 1924.

Ausstrahlungen ist bei Kopferschütterungen mit so großer Häufigkeit beteiligt, daß ich in einer Arbeit des Jahres 1906[1]) das innere Ohr als den Gradmesser für die Intensität von Kopftraumen erklärte, auch da, wo die Hörfähigkeit für die Sprache gar nicht oder in einem praktisch nicht in Betracht kommenden Grade gelitten hat.

Bezüglich des pathologisch-anatomischen Substrates kommen bei den Fällen von Felsenbeinfraktur Blutergüsse mit konsekutiver ausgedehnter Bindegewebs- und Knochenneubildung in Frage (s. I, 1). Hierbei ist die Knochen- und Bindegewebsneubildung nicht als direkt durch die Fraktur entstandene Reizerscheinung anzusehen, sondern die Blutung innerhalb des Labyrinths hat durch Organisation die Neubildung veranlaßt. Das sind die Fälle mit Taubheit und hochgradigster Schwerhörigkeit. Doch sind auch bei den Fällen geringgradiger Schwerhörigkeit glücklich verlaufene Basisfrakturen nicht auszuschließen, da auch bei Felsenbeinfissuren, besonders bei Längsfrakturen, lediglich durch Pauke und Canalis musculo-tubarius völlige Herstellung der Funktion vorkommt. Außerdem können auch Brüche der Labyrinthkapsel nach Lange[2]) ohne Knochenneubildung in den Labyrinthhohlräumen verlaufen. Bei den Fällen reiner Commotio ohne Fraktur handelt es sich entweder um Blutungen mit folgender Bindegewebs- und Knochenneubildung (s. I, 1) oder um atrophisch-degenerative Prozesse der nervösen Elemente und des häutigen Labyrinths. Auch hier kann es zur Taubheit oder hochgradigen Schwerhörigkeit kommen, doch ist auch bei praktisch nicht in Betracht kommender Hörbeeinträchtigung sowie bei Schwerhörigkeit leichteren und mittleren Grades an degenerative Prozesse in den Ganglien und Nervenverzweigungen der Schnecke zu denken. Daß außerdem bei allen Arten des Geschehens und jedem Grade von Schwerhörigkeit Veränderungen in der zentralen Cochlearisbahn nebenhergehen, ist wahrscheinlich, sie sind im allgemeinen in die Brücke und das verlängerte Mark zu lokalisieren[3]) und in den Fällen normalen oder wenig geschädigten Sprachgehörs vielleicht gelegentlich der einzige Sitz der Störung. Wichtig ist nun, daß es, wie ein Fall Langes zeigt, nach Kopftraumen auch zur Durchreißung des Acusticus in der Tiefe des inneren Gehörganges kommen kann. Zerrungen des Nervenstammes an dieser Stelle mit konsekutiver Blutung in den inneren Gehörgang und zelliger Infiltration an dieser Stelle sind vielleicht recht häufig und können auf diese Weise einer degenerativen Neuritis den Boden ebnen, besonders nach Commotio durch Schußverletzungen. Jedenfalls können nach Commotio der posttraumatischen Schwerhörigkeit recht mannigfache pathologisch-anatomische Unterlagen zugrunde liegen, wie dieses auch Voss hervorhebt. In eingehender Weise hat neuerdings Brunner[4]) die Erkrankungen des Innenohres nach stumpfen Schädeltraumen experimentell und klinisch bearbeitet. Er teilt das gesamte Gebiet ein in Fälle 1. von Commotio cerebri mit Ohrensymptomen, 2. von Commotio cerebri et auris internae, 3. von Fracturae ossis internae. In den Fällen zu 1. sieht er — im Sinne meiner früheren Darstellungen — das pathologisch-anatomische Substrat in der Regel in degenerativen Veränderungen des Cochlearis und besonders des Vestibularis, während die Veränderungen im Gehirn selbst durch Zirkulationsveränderungen im Schädelinnern hervorgerufen werden, soweit nicht das Hirngewebe selbst verletzt wurde. Bei den Fällen zu 2. nimmt er, was besonders hervorzuheben ist, als anatomische Grundlage Veränderungen an den Blutgefäßen an (peristatischer Zustand im Blutkreislauf, als dessen Folge Veränderungen der Peri- und Endolymphe, Blutungen im Aquaeductus cochleae und an der Ansatzstelle der Fenstermembran) und spricht hier von einer Otitis interna vasomotoria, wie sie früher im Sinne von Neumann[5]) als lymphokinetische Innenohrerkrankung bezeichnet wurde. Hierbei sei „Otitis" nicht ohne weiteres einer Entzündung gleichzusetzen. Die stärksten Schädigungen findet man in diesen Fällen bei Tieren im Bereiche der Spitzenwindung, was bedingt sein soll durch Wirbelbewegungen der Endo- und Perilymphe in dieser Gegend im Moment der Gewalteinwirkung. Was die Fälle zu 3. anbelangt, so sind nur die meistens tödlichen Querfrakturen als Innenohrfrakturen aufzufassen. Näheres über die Frage der Frakturen findet man bei Stenger[6]) und Linck[7]). Auf die funktionelle Seite soll nachher eingegangen werden (s. II, 27).

16. Kurz sei noch jener Fälle *progressiver nervöser Schwerhörigkeit des jugendlichen Alters* gedacht, bei denen zur Zeit der Pubertät oder am Ende der zwanziger

[1]) Rhese: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 52, H. 4. 1906.
[2]) Lange: Passows Beitr. Bd. 18, H. 5/6, S. 277.
[3]) Rhese: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 76, H. 3 u. 4. 1914.
[4]) Brunner: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Jg. 59, H. 7. 1925.
[5]) Neumann: Jahrb. d. Psychiatrie u. Neurol. Bd. 36, S. 550. 1914.
[6]) Stenger: Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 43 u. 79.
[7]) Linck: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 57, S. 7. 1909; Bd. 81, S. 265. 1921.

Jahre ohne jede Beteiligung des statischen Apparates beiderseitige Schwerhörigkeit auftritt, die nach längerer oder kürzerer Zeit sich hochgradig steigert oder zur Taubheit führt. Zuweilen erfolgt Vergesellschaftung mit Opticus- und Olfactoriusbeteiligung.

Politzer sieht die Ursache seltener in erworbener labyrinthärer Schwerhörigkeit oder in Entstehung auf kongenitaler Basis, wie in einer idiopathischen Acusticusatrophie. Nach Alexander[1]) handelt es sich um kongenitale Hyperplasie des Ganglion spirale und des peripheren Anteils des Nervus cochlearis bei Intaktheit der Kerne, Wurzeln und zentralen Zweige des Cochlearis. Das Cortische Organ und die Stria vascularis zeigen, wie beim Erwachsenen, verschiedene Formen und Grade degenerativer Atrophie. Zuweilen sprechen andere ätiologische Faktoren mit, wie Akromegalie, Turmschädel oder als Rarität Kompression der Hirnnerven an der Schädelbasis durch Knochenerweichung bei Leontiasis ossea.

Verwandt mit diesen Zuständen sind vielleicht auch die Fälle von Tondefekten und Tonlücken, die Gradenigo[2]) als solche von degenerativem Charakter und familiärer Form bezeichnete und in 28 Fällen bei 12 Familien beobachtete. Sie sind ohne kausale entzündliche Vorgänge in der Anamnese, können schon in früher Jugend auftreten, sind ohne vestibuläre Begleitsymptome und können stationär bleiben. Gradenigo denkt bei diesen Fällen pathogenetisch in Analogie mit dem Opticus an disseminierte sklerotische Herdchen im Nervenverlauf, also an die hereditäre Form der multiplen Sklerose im peripheren Nerven, indem er sich vorstellt, daß auch im Cochlearis wie im Opticus und Laryngeus inferior verschiedene Bündel in verschiedenen Untersystemen des Nerven gruppiert liegen. Hiernach wäre es Bündelschädigung des Cochlearis auf Grund hereditär-degenerativ-familiärer Erkrankungen. Hierbei scheint allerdings nicht berücksichtigt zu sein, daß jetzt die multiple Sklerose als eine durch die Spirochaete argentinensis bedingte Infektionskrankheit aufgefaßt wird.

17. Auch *die Schwerhörigkeit der Kretinen* beansprucht in diesem Abschnitt eine kurze Berücksichtigung. Fast drei Viertel aller Kretins zeigt nach Alexander Schwerhörigkeit verschiedenen Grades bis zur Taubheit.

Es handelt sich fast stets um kongenitalen Ursprung oder Bestehen seit frühester Kindheit. Der Begriff der dysthyren Schwerhörigkeit im Sinne Blochs wird aber z. B. von Siebenmann abgelehnt, da er in einem Falle von totaler Aplasie der Schilddrüse das Gehörorgan anatomisch intakt fand. Die anatomischen Veränderungen, soweit sie, wie meistens, das Mittelohr betreffen, kommen hier nicht in Betracht. Im inneren Ohre handelt es sich teils um degenerative Atrophie des Hörnerven und der Nervenendstellen, teils um Entwicklungsstörungen im Cortischen Organ, oft besteht alleinige Atrophie im Sinne des Typus der sacculo-cochlearen Degeneration bei kongenitaler Taubheit oder Verkümmerung des Octavus mit Aplasie der Nervenendstellen. In den Fällen hochgradiger Schwerhörigkeit und Taubheit scheint Degeneration der Stria vascularis typisch zu sein.

18. In besonderer Weise ist noch *die Systemdegeneration des Cochlearis* zu erörtern, d. h. seine vom Cortischen Organ bis zum Nervenkern reichende Atrophie. Sie ist nicht so häufig wie die isolierte Degeneration des peripheren Neurons und kann sich an schwere Stammerkrankungen anschließen oder im Verlauf der Tabes und Paralyse auftreten. Die relative Häufigkeit der *Tabesschwerhörigkeit*, die auch ein Frühsymptom der Tabes sein kann, wird erklärlich, wenn man den Cochlearis als hintere Wurzel des Acusticus auffaßt. Der Prozeß scheint [Krassnig[3])] bei der Tabes von den Meningen auszugehen, aber unter äußerst chronischem Verlauf und mit sehr geringen Entzündungserscheinungen auf die Nervensubstanz selbst überzugreifen. Der Nervenschwund ist am stärksten im Ganglion spirale, nächstdem im Acusticusstamm zu suchen, in dem der Prozeß zu beginnen scheint. Über das tabische Funktionsprüfungsbild s. II, 26.

---

[1]) Alexander: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 92, H. 3 u. 4. 1919.
[2]) Gradenigo: Zitiert nach Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 4, H. 10, S. 447.
[3]) Krassnig: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 7, H. 2. 1924.

Die Funktionsstörungen bei den Erkrankungen der peripheren Neurons.

19. Die Hörstörungen können jeden Grad haben, je nach dem Umfange der Degeneration. Sie entstehen dadurch, daß in dem erkrankten Bereich mehr oder weniger zahlreiche Nervenelemente die Funktion einstellen oder in ihrer Leistungsfähigkeit beeinträchtigt sind, und die Schwingungen der auf die verschiedenen Töne eingestellten Fasern der Basilarmembran sich daher nicht auswirken können, soweit nicht die Schwingungsfähigkeit der Basilarmembran selbst gelitten hat. Schallreize erreichen daher das nervöse Zentrum gar nicht oder nur abgeschwächt.

Auf die Frage, welche Bedingungen erfüllt sein müssen, damit die das Labyrinth durchströmenden Schallwellen das funktionsfähige Endorgan auch wirklich erregen, sowie darauf, daß nach Bezold Schallwellen durch das Endorgan strömen können, ohne es zu erregen, soll, da das eine Schalleitungsfrage ist, hier nicht eingegangen werden [s. auch Runge[1])].

Nach dem Ergebnis der experimentellen Forschung bei Schallschädigungen ist anzunehmen, daß Schallschädigungen mindestens vorübergehend oder in ihren ersten Stadien lediglich die Sinneszellen betreffen. Es entsteht hierbei die Frage, ob solche Veränderungen bereits zur Auslösung von Hörstörungen genügen. Die Beantwortung dieser Frage fällt zusammen mit dem Standpunkt, den man gegenüber der vorhin erörterten Bedeutung des Cortischen Organs für den Hörakt einnimmt. Es wird hierauf noch zurückzukommen sein.

20. Es entsteht weiterhin die Frage, durch welche Faktoren die eigenartige Lokalisation bedingt ist, warum also mit so großer Häufigkeit der als Sitz der hohen Töne aufgefaßte unterste Windungsbereich alleiniger oder vorwiegender Sitz der Erkrankung ist, während das periphere Neuron im obersten Windungsbereich relativ selten allein oder vorwiegend erkrankt ist, obwohl auch dieses unzweifelhaft vorkommt. Abgesehen von der Gefäßversorgung der Schnecke (s. II, 8), abgesehen ferner von sonstigen anatomischen Gründen, die man hierfür als Erklärung ins Feld führt[2]), werden besonders physiologische Momente herangezogen, und zwar erhöhte Aufbrauchbarkeit der entsprechenden Nervenelemente im Sinne Edingers. Die nach Helmholtz im untersten Windungsbereich lokalisierten hohen Töne unterliegen bei ihren hohen Schwingungszahlen eben sehr viel leichter der Abnutzung, zumal nach Wien und Andersen das in diesem Bereich lokalisierte Tongebiet das Optimum perceptibile darstellt. Der verfeinerten Empfindlichkeit entspricht ein gesteigertes Unterliegen gegenüber Schädlichkeiten.

21. Was nun den *Verlauf der gesetzten Hörstörungen* anlangt, so bilden sich einmal eingeleitete Degenerationsprozesse an Nervenfasern und Ganglienzellen nicht mehr zurück, während ein dauernder Stillstand ungemein häufig ist.

22. Ihrer *Art* nach zeigen die Hörstörungen bei den Erkrankungen des peripheren Neurons den vorhin geschilderten Typ der Innenohrschwerhörigkeit mit einigen Eigenheiten und Abweichungen. Zunächst zeigt die Hörfähigkeit für Töne in Luftleitung einen viel ausgesprocheneren und auffälligeren Gegensatz zwischen oberer und unterer Tongrenze, als man sie sonst findet, so daß in reinen Fällen die hohen Töne mit überwiegender Häufigkeit nur stark verkürzt gehört werden bzw. die obere Tongrenze, zum mindesten im Gebiet der ultramusikalischen Töne, ungemein oft herabgerückt ist. Mit besonderer Häufig-

[1]) Runge: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 5, H. 3—4. 1923.

[2]) Die zu den untersten $1^1/_2$ Windungen gehörigen Fasern treten, in fächerförmiger Ausbreitung dem Verlaufe des Tractus spiralis foraminolentus folgend, in den Rosenthalschen Kanal ein und nicht als kompakter Stamm wie die für die oberen Windungen bestimmten Fasern, sie sind daher neuritischen Erkrankungen mehr preisgegeben.

keit ist die Hörfähigkeit für c^5 in Luftleitung geschädigt, so daß aus dem Grade der Verkürzung für c^5 im allgemeinen der Grad der Nervenschädigung zu erschließen ist.

Nach Runge ist auf Grund von Hörprüfungen mit histologischer Kontrolle für die höchsten Töne die Schalleitungskette auch nicht ganz gleichgültig, es finde vielmehr auch bei den höchsten Tönen noch eine Summation beider Leitungswege statt, so daß auch bei reinen Schalleitungsstörungen eine Einschränkung der oberen Tongrenze sich einstellen könne. Tatsächlich ist dieses bei Tubenkatarrhen und akuten Mittelohrentzündungen längst bekannt, wenn man es bisher auch anders zu erklären suchte. Jedenfalls dürfte hiernach eine Verkürzung der Hördauer hoher Töne in Luftleitung nicht ganz ohne Kritik auf das Innenohr zu beziehen sein.

Die Schädigung für die Hörfähigkeit der höchsten Töne (Konsonanten, Zischlaute) in Luftleitung bringt es mit sich, daß ein in der Ruhe leidliches Hörvermögen im Lärm sofort versagt. Darin liegt überhaupt die hohe Bedeutung der eingeengten oberen Tongrenze auch im ultramusikalischen Gebiet, daß nach den bekannten Untersuchungen Stumpfs über den Abbau stimmloser Sprachlaute durch Interferenz bei Personen, bei denen die obere Tongrenze nach unten herabgerückt ist, diejenigen Sprachlaute ausfallen, deren charakteristische Teiltöne oberhalb dieser Grenze liegen. G. Claus hat diese Verhältnisse bestätigen können[1]), ja, es ergab sich sogar für die geflüsterten Konsonanten Ch, F, S, daß die Hörschärfe für Flüstersprache schon herabgesetzt war, wenn die obere Tongrenze noch gar nicht soweit heruntergerückt war, wie es nach Stumpf hätte der Fall sein müssen. Claus zieht den Schluß, daß eine Verminderung der Hörfähigkeit für S, F, Ch für eine Nervenkrankheit spricht, während der Nichtausfall dieser Laute aber nicht umgekehrt mit Sicherheit diese Erkrankung ausschließt (vgl. Anthon, s. I, 8). In gewissem Zusammenhang hiermit steht es, daß bei der nervösen Schwerhörigkeit relativ die Umgangssprache, deren etwa zwischen b^1 und g^1 befindliche Tonhöhe nach Bruck tiefer liegt als die der Flüstersprache, besser gehört wird als die Flüstersprache, während es bei den Mittelohrleiden evtl. umgekehrt ist. Hierbei ist zu berücksichtigen, daß ceteris paribus die tiefen Laute viel intensiver sein müssen als die höheren, um gehört zu werden, und daß in der Norm beim Flüstern die Explosiven und Reibelaute besonders hervortreten, die Klinger und Nasalen in den Hintergrund treten. Panse[2]) bestätigt — aber nur für den gut Hörenden —, daß die Tonhöhe der Umgangssprache viel tiefer liegt als bei der Flüstersprache. Bei Schwerhörigen hingegen kommt Panse zu dem Urteil, daß das Hörvermögen für C_2—c^2 keine Bedeutung für das bessere Gehör für Umgangssprache gegenüber der Flüstersprache hat, und daß ebenso c^5—c^8 ausfallen kann. Aber c^4 und die anliegenden Töne sind von besonderer Wichtigkeit, um bei schlechtem Hörvermögen für Flüstersprache ein besseres für die Umgangssprache zu garantieren. Dieser Vorteil wird indessen dadurch gemindert, daß an sich das Hörvermögen für c^4 und Umgebung keine Gewähr dafür gibt, daß laute Sprache besser gehört wird als die Flüstersprache. Nach Panse ist daher die Annahme Brucks, daß beim lauten Sprechen tiefe Töne zu denen beim Flüstern hinzukämen, nicht richtig.

Nach Veis[3]) wird häufig Flüstersprache 20–30 cm, Umgangssprache 6 m gehört, so daß ein Verhältnis von 1 : 30 bzw. 1 : 20 besteht. Bei Otosklerose hingegen ist oft das Verhältnis von $F : U = 1 : 3$. Ein Innenohrkranker, der Flüstersprache auf 30 cm hört, kann also evtl. Umgangssprache 10–20 mal besser verstehen als ein Otosklerotiker, der gleichfalls Flüstersprache auf 30 cm hört. Panse[2]) kann allerdings diese Ergebnisse von Veis nicht bestätigen.

[1]) Claus, G.: Passows Beitr. Bd. 19, H. 6. 1923.
[2]) Panse: Passows Beiträge Bd. 21, S. 131. 1924.
[3]) Veis: Zentralbl. f. Ohrenheilk. 1923, IV, S. 264.

7 und 6 werden bei den Erkrankungen des peripheren Neurons besonders schlecht gehört und gelten gewissermaßen als Tastzahlen. Aus den vorherigen Ausführungen ergibt sich, daß die Hörkurve fast stets in typischer Weise bei oft intakter unterer Tongrenze schroff vom unteren zum oberen Tonbereich abfällt. Doch ist kein Zweifel daran, daß gelegentlich auch zum oberen Tonbereich aufsteigende Kurven vorkommen oder gipfelförmige mit Tiefstand an beiden Enden.

Wer sich viel mit Hörkurven beschäftigt, dem wird immer wieder die von mir an anderer Stelle[1]) erörterte Tatsache auffallen, daß dem gleichen Hörrelief, wenn es einem Leiden des Innenohres entstammt, ein wesentlich geringeres Sprachgehör entsprechen kann, als wenn es sich um ein Mittelohrleiden handelt. Es ist, als wenn eine Verstimmung des ganzen schallempfindenden Apparates entsteht, wenn auch nur einzelne Teile desselben gelitten haben, wie ja überhaupt in pathologischen Fällen ein großes Mißverhältnis zwischen Ton- und Sprachgehör bestehen kann[1]). Der Grund liegt einmal, besonders bei Leiden des peripheren Neurons, in der schon erwähnten Schädigung der Hörfähigkeit für die ultramusikalischen Töne, ferner ist zu beachten, daß Innenohrleiden so oft mit Allgemeinleiden, die das Nervensystem beteiligen, oder mit ausgesprochenen Nervenerkrankungen einhergehen. Es resultiert daraus eine Beeinträchtigung verschiedener, beim Hörakt eine Rolle spielender zentral bedingter Mitfaktoren. Der alte Satz „Traurigkeit macht schwerhörig", deutet schon auf diese Zusammenhänge hin.

Die Verkürzung der Knochenleitung beim *Schwabachschen Versuch* ist meistens beträchtlich, beim *Weberschen Versuch* fällt der Ton gewöhnlich bei reiner Nervenaffektion deutlich in das gesunde Ohr, beim *Rinneschen Versuch* pflegt die Luftleitung über die Knochenleitung in prägnanter Weise zu überwiegen. Dabei nehmen, wie bei den Labyrintherkrankungen, Luft- und Knochenleitung entsprechend dem Grade der Schwerhörigkeit parallel ab. Bei reinen Nervenaffektionen ist Rinne für alle Töne positiv, im übrigen gilt das bei den Labyrintherkrankungen über den Rinneschen Versuch Gesagte.

Wenn einzelne Autoren den positiven Rinne nur bei einer Schwerhörigkeit von 1 m und weniger für beachtbar halten, so dürfte das, obwohl es immer wieder in manche Lehrbücher übernommen wird, nicht unbedingt zu unterschreiben sein.

Bei einseitiger Erkrankung muß ein positiver Rinne unberücksichtigt bleiben. Bei hochgradigster Schwerhörigkeit ist für den Rinneschen Versuch noch die c^2-Gabel anwendbar im Sinne der Ausführungen in Ziffer I, 9. Die Jenenser Klinik [Runge[2])] hat in dem *Wasserfüllungsversuch* eine neue für das Innenohr wichtige Untersuchungsmethode empfohlen.

Wird bei seitwärts geneigtem Kopf etwa 1 ccm Wasser in den Gehörgang gebracht, so wird bei normalem Gehör die Knochenleitung für c^0 etwa auf das Doppelte des vorherigen Wertes erhöht, teils weil der Schallabfluß gehindert wird, ganz besonders aber, weil durch den Wasserdruck eine Verbesserung der Schallübertragung auf das Trommelfell und Ossicula bewirkt wird. Auch bei der Cochleardegeneration verdoppelt sich durch die Wasserfüllung der ja an sich durch den Krankheitsprozeß verminderte Knochenleitungswert auf das Doppelte, während bei einer mit starker Schwerhörigkeit einhergehenden, wohlausgebildeten Stapesfixation (Otosklerose) eine Verlängerung durch Wasserfüllung ausbleibt. Runge findet nun bei reiner Cochleardegeneration eine Verdoppelung des früheren Wertes, bei reiner oder hinzugetretener Neuroepitheldegeneration aber nur eine Verlängerung der Knochenleitung durch Wasserfüllung, die die Grenze des Luftleitungswertes nicht überschreitet, so daß die Neuroepitheldegeneration im Sinne eines leichten Schalleitungshindernisses wirkt und sich darüber hinaus Perspektiven für die Unterstützung dieser beiden Innenohrerkrankungen eröffnen.

23. Besonderes Interesse beanspruchen auch hier die Schallschädigungen. In den leichten Fällen und im ersten Beginn kann man noch von einer *Übertäubung durch Schall* sprechen, da sich in diesen Fällen eine völlige Rückbildung der

[1]) Rhese: Monatsschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 3. 1908.
[2]) Runge: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 5, H. 3 u. 4. 1923.

Störungen einstellen kann. Funktionell äußern sich diese Fälle trotzdem schon mit Schädigung des Sprachgehörs und Herabrücken der oberen Tongrenze im Galtongebiet sowie in einer Verkürzung für c^4 und c^5 in Luftleitung, in den Fällen, in denen eine, wenn auch nur vorübergehende größere Ausdehnungsbreite des Schädigungsgebietes vorliegt (ein einziger Kanonenschuß) schon in vorübergehender Herabsetzung der Hörfähigkeit für alle Töne und für Flüstersprache evtl. bis zu 1 m. Da nun einzelne Autoren auf Grund der vorhin erwähnten pathologisch-anatomischen Befunde in diesem Stadium ersten Beginnes nur eine Schädigung der Sinneszellen voraussetzen, so liegt die Frage nahe, ob nicht beim Erwachsenen Alterationen der Sinneszellen bereits erhebliche Hörstörungen zu setzen vermögen, und ob nicht überall da, wo nach Schallschädigungen die Hörstörungen nur vorübergehend waren und restitutio ad integrum erfolgt, die Schädigung sich auf das Gebiet der Sinneszellen beschränkte.

Daß der Grad der Schädigung der Stärke und Dauer der Schalleinwirkung entspricht, wie dieses bereits Wittmaack dargelegt hat, ergibt sich aus den Untersuchungen von Rodger[1]) an Kesselschmieden. Er fand bei Schmieden, die weniger als 10 Jahre dem Lärm ausgesetzt waren, nur eine Einschränkung für die mittleren Stimmgabeltöne (nur bei 3% war die obere Grenze unter 15 000), bei Schmieden mit 10—30jähriger Tätigkeit eine Abnahme über die ganze Tonskala mit besonderer Berücksichtigung des mittleren Gebietes, bei Schmieden mit mehr als 30jähriger Tätigkeit gleichmäßige Einschränkung der Hördauer aller Töne und auch der oberen und unteren Tongrenze. d'Onofrio und Gradenigo[2]) halten für charakteristisch den Ausfall oder die Verkürzung von f^3, f^4, c^4, c^5 und der Taschenuhr (= 4gestrichene Oktave). Forschner[3]) gibt an, schon nach $2^1/_2$stündiger Arbeit als Kesselschmied schwere Hörstörungen gesehen zu haben, die innerhalb von 14 Tagen durch Lärmenthaltung und entsprechende Therapie schwanden. Er nimmt feinste Hämorrhagien im Bereich des nervösen Apparates an, doch ist es fraglich, ob es sich nicht um Übertäubung im Sinne der vorherigen Ausführungen handelt. Es sei endlich noch auf eine Mitteilung Wagners Bezug genommen, der bei Kriegsteilnehmern nach Explosionen mit besonderer Häufigkeit eine Verkürzung für c^5 fand, selbst wenn c^4 normal gehört wurde (Gabeln von 25—30 Sekunden Schwingungsdauer erforderlich). Als Ursache wird lokalisierte Schädigung in der Basilarwindung durch die besondere Art und Höhe der schädigenden Schallquelle (Knallton) angesehen.

Berücksichtigt man nun die Gesamtergebnisse klinischer, pathologisch-anatomischer und experimenteller Forschung, so ist bei der Schädigung durch tiefe Schallquellen der Hauptsitz des Erkrankungsprozesses in den oberen Teilen (Spitze), bei Schädigung durch hohe Töne im unteren Teile der Schnecke. Wenn sich hierbei auch nicht mathematische Genauigkeiten zeigen, so ist das Ganze mit der Helmholtzschen Theorie doch wohl vereinbar.

24. Die *diabetische Schwerhörigkeit* besitzt keine spezifischen Merkmale, sie zeigt im allgemeinen den Befund der Innenohrschwerhörigkeit, nach Wertheim[4]) handelt es sich vorzugsweise um mehr oder weniger starke Sprachschwerhörigkeit mit und ohne subjektive Geräusche, aufgehobene oder stark beeinträchtigte Knochenleitung, aufgehobene oder starke beeinträchtigte Hörfähigkeit für c^5 in Luftleitung bei im allgemeinen nicht sehr erheblicher Einschränkung der oberen Tongrenze und positiven Rinne.

25. Die Presbyakusis zeigt nach Gradenigo[5]) wirkliche, aber physiologische Defekte an beiden Enden. Von frühester Jugend bis zum 85. Jahre entsteht nach Gradenigo allmählich ein Verlust von 18 Halbtönen = $1^1/_2$ Oktaven. Am oberen Ende ragt der Defekt von g^7 bis d^6 herunter, und bei diesen presbyakusischen Defekten — es kommen auch Lücken vor — besteht eine scharfe Grenze zwischen

[1]) Rodger: Zentralbl. f. Ohrenheilk. 1923, III, S. 5.
[2]) d'Onofrio u. Gradenigo: Zentralbl. f. Ohrenheilk. 1923, III, S. 11.
[3]) Forschner: Zitiert nach Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 4, H. 10, S. 455. 1924.
[4]) Wertheim: Zentralbl. f. Ohrenheilk. 1924, IV, S. 8.
[5]) Gradenigo: Zitiert nach Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 4, H. 10, S. 447. 1924.

Hörausfall und erhaltener Hörregion ebenso wie bei den pathologischen Defekten und Lacunen. Während also Gradenigo ein Heruntergehen der oberen Tongrenze im Alter als normalen Verlauf der Dinge ansieht, nehmen Dean und Bunch[1]) nach ihren Untersuchungen an, daß ein Heruntergehen der oberen Tongrenze im Alter nicht physiologisch, sondern pathologisch sei. Über Paramusie und Arteriosklerose s. IV, 21.

26. Bei der Systemdegeneration des Cochlearis sind die funktionellen Störungen im allgemeinen die gleichen wie bei der alleinigen Degeneration des peripheren Neurons, nur gewöhnlich hochgradiger und oft zur Ertaubung führend. Die *tabische Schwerhörigkeit* zeigt mannigfache Bilder. Am häufigsten scheinen alle Töne beeinträchtigt, nächstdem die hohen Töne, am seltensten die tiefen allein. Krassnig[2]) fand am öftesten den stärksten Tonausfall im mittleren Tongebiet, derselbe Autor[3]) konstatierte relativ häufig, daß die Taschenuhr bei gutem Gehör für die hohen Töne auffallend schlecht gehört wurde, und schließt daraus, daß das Hörvermögen für die Taschenuhr dem für die hohen Töne keineswegs parallel geht. Gelegentlich fand Krassnig[2]) bei der Tabes eine abnorme Scharfhörigkeit für die tiefen Töne, die er so erklärt, daß durch den Degenerationsprozeß die Fasern für die höheren Töne schon gelitten haben, während die für die tiefen sich noch ni einem Reizzustand befinden. Es kommt ferner vor, daß im Verlaufe der Tabes sich apoplektiform Taubheit einstellt. Krassnig[3]) meint, in diesen Fällen handele es sich um eine atypische Tabes, d. h. um eine Übergangsform, bei der neben einer typischen cerebrospinalen Lues mit Innenohrbeteiligung gleichzeitig ein metaluetischer tabischer Prozeß besteht.

27. Es sei noch mit einigen Worten auf die *traumatische Schwerhörigkeit* eingegangen, die einen besonderen Charakter dadurch erhält, daß sich, wie schon erwähnt (s. II, 15), Schädigungen des peripheren Neurons mit solchen anderer Abschnitte der Cochlearisbahn kombinieren. Die Schwerhörigkeit kann, wie bereits gesagt, jeden Grad haben, aber auch da, wo letzterer nicht ins Gewicht fällt, findet man unmittelbar nach dem Trauma fast stets Verkürzung der Hördauer in Luftleitung für den ganzen Tonbereich, gleichzeitiges Befallensein beider Ohren, wenn auch in verschiedenem Grade, eine durch ihre Häufigkeit auffallende Ermüdbarkeit Stimmgabeltönen gegenüber, positiven Rinne und besonders Verkürzung der Knochenleitung, die vorzugsweise bei nahezu normalem Sprachgehör außerordentlich auffällt und die man sonst nur bei Lues findet. Wenn neuerdings Brunner[4]) auf Grund seiner Untersuchungen zu dem Schluß gelangt, daß die Knochenleitung in den Fällen von Commotio cerebri mit Ohrensymptomen stets normal sei und gegenteilige Befunde auf Ermüdung zurückzuführen seien, die sich durch fraktionierte Untersuchung ausschalten ließen, so kann ich dem, obwohl ich den von Brunner vertretenen Ansichten sonst meistens zustimmen kann, nicht beistimmen, da einerseits auch ein Teil meiner Fälle fraktioniert untersucht wurde und außerdem klinisch die Grenze zwischen Commotio cerebri mit Ohrensymptomen und Commotio cerebri et auris internae sich vielfach doch überhaupt gar nicht scharf genug ziehen läßt.

Es ist beim Trauma sowohl wie bei der Lues nicht ganz leicht, sich diese Verkürzung zu erklären, auch wenn man leichte meningitische Veränderungen und einen hierdurch erhöhten Liquordruck als gemeinsame Grundursache annimmt. Denn Stein und Cemach, die durch Anlegen einer Halsstaubinde den Liquordruck in nachweisbarer Weise erhöhten,

[1]) Dean u. Bunch: Zitiert nach Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 4, H. 10. 1924.
[2]) Krassnig: Verhandl. d. Ges. dtsch. Ohrenärzte 1923.
[3]) Krassnig: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 7, H. 2. 1924.
[4]) Brunner: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Jg. 59, H. 7. 1925.

konnten hierdurch eine Verkürzung der Knochenleitung nicht erzielen. Ob man nun die Ursache in das periphere Neuron oder in die zentrale Hörbahn verlegt, man wird mangels einer anderen Erklärung vielleicht annehmen können, daß die vorliegenden Veränderungen so gering sind, daß die Weiterleitung auf dem physiologischen Hauptwege der Luftleitung noch nicht gehindert ist, während die Knochenleitung als Nebenweg bereits versagt. Die Ermüdbarkeit des Ohres äußert sich darin, daß der Ton lange klingender Gabeln (c^2) relativ schnell verklingt, um nach einer Pause von einigen Sekunden einmal oder zu wiederholten Malen wieder gehört zu werden. Es scheint dieses vorzugsweise zentral bedingt zu sein (s. Abschnitt IV). Dieses ergibt sich auch aus folgendem Versuch von Bartlett[1]). Wirkte ein Ton erst auf ein Ohr ein, dieses „ermüdend", dann aber gleichzeitig auf beide Ohren, so glaubt der Untersuchte, den Ton auf dem ersten „nicht ermüdeten" Ohr zu hören. Wird aber zu Beginn des Versuches dieser Ton beiden Ohren gleichzeitig dargeboten, während der Untersuchte glaubt, er würde nur einem Ohr zugeführt, so erfolgt gleichfalls Lateralisation in das zweite Ohr, das Patient für „nicht ermüdet" hält. Hiernach kann es sich also weniger um einen lokalen wie um einen zentralen Vorgang handeln[2]).

Die Hörkurve verläuft bei den traumatischen Hörstörungen teils nach dem reinen Bilde der nervösen Schwerhörigkeit, teils, und zwar häufiger, ist das untere und obere Tongebiet gleich stark befallen, oder es kann auch das untere stärker befallen sein als das obere. Der mittlere Tonbereich (c^2) zeigt mit großer Häufigkeit eine typische Senkung der Hörkurve (IV, 17), wobei die beiderseitigen Hörkurven einander auffallend ähneln. Auffallend ist oft die hochgradige, zu der Hörweite für die Sprache in starkem Gegensatz stehende Herabsetzung der Hörweite für die Taschenuhr.

Bei normalem Sprachgehör ist im allgemeinen charakteristisch die Trias: Verkürzung der Knochenleitung, Verkürzung der Hörweite für die Taschenuhr in Luftleitung, gesteigerte Ermüdbarkeit des Hörnerven, und es spricht im allgemeinen die Trias: kalorische und galvanische Un- oder Untererregbarkeit, normales oder wenig beeinträchtigtes Sprachgehör für eine retrolabyrinthäre Lokalisation, die Trias: kalorische Un- oder Untererregbarkeit, normale galvanische Erregbarkeit, Taubheit oder erhebliche Schwerhörigkeit für einen labyrinthären Sitz. Brunner[3]) charakterisiert in besonderer Weise das Symptomenbild der Commotio cerebri et auris internae („Otitis interna vasomotoria", „lymphokinetische Innenohrerkrankung", im Sinne der Ausführungen in Ziffer II, 15), je nachdem nur die Peri- oder die Peri- und Endolymphe betroffen sind. Im ersteren Falle nur Mittelohrschwerhörigkeit höheren Grades, im zweiten Falle Mittelohrschwerhörigkeit mit spontanen Labyrinthsymptomen bei Beeinträchtigung der kalorischen und Erhaltensein der Drehreaktion; das Hinzutreten von Schädigungen der kochlearen und vestibulären Nervenendstellen (Innenohrschwerhörigkeit, Aufhebung oder Herabsetzung der Drehreaktion) führt dann dazu, daß das Symptomenbild in 4 typischen Varianten auftritt, deren Zusammensetzung sich aus vorstehenden Ausführungen ohne weiteres ergibt.

28. Was die Reizerscheinungen bei der Degeneration des peripheren Neurons anbelangt, so sind Hyperaesthesia acustica und subjektive Geräusche relativ häufiger als bei anderen Affektionen des schallempfindenden Apparates, mindestens nach Ablauf des akuten Stadiums. Die *Hyperaesthesia acustica* kann sowohl durch lange Einwirkung tiefer wie hoher Töne wie von Geräuschen entstehen, bekannt ist die Hyperästhesie durch übermäßiges Klavierspielen. Besonders bei den tabischen Hörstörungen soll sich die Hyperästhesie nach Krassnig[4]) mehr auf tiefe Töne (große und Subkontra-Oktave) beziehen wie auf hohe, und zwar am häufigsten bei der Übertragung durch Knochenleitung. Die Hyperästhesie steigert sich gelegentlich bis zur Hyperaesthesia dolorosa, sie kann dann gemeinsam mit besonders starken subjektiven Geräuschen das ganze Bild beherrschen.

Wie bei den subjektiven Gehörswahrnehmungen, so finden sich auch bei der Hyperaesthesia acustica und dolorosa Übergänge zwischen Physiologie und Pathologie. Wir wissen

[1]) Bartlett: Zitiert nach Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 4, H. 10, S. 452. 1924.
[2]) Über die Beziehungen zwischen Ermüdung und Hörkurve s. IV, 17.
[3]) Brunner: Zitiert auf S. 645.
[4]) Krassnig: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 7, H. 2. 1924.

schon durch V. Urbantschitsch[1]), daß akustische Eindrücke — in Analogie zu den Schallphotismen — bei Normalhörenden zu Schmerzempfindungen allgemeiner Art, auch zu Schmerzen in bestimmten Zähnen führen können. Vielfach sind es schrille, an sich peinliche und unangenehme Geräusche, die so wirken, aber auch musikalische Töne, und hier wieder teils und vorzugsweise hohe Töne, teils und seltener tiefe Töne, und in manchen Fällen wieder um nur die Töne bestimmter Instrumente, z. B. nur schwingender Saiten, nicht aber die Töne einer schwingenden Luftsäule. Auch bei hochgradig Schwerhörigen können die Grenztöne oder ein Hineinsprechen in das Ohr derartige unangenehme und schmerzhafte Empfindungen auslösen. Zu den Schmerzempfindungen gesellen sich oft noch andere Reaktionen, z. B. eine Gänsehaut, die kalt über den Rücken läuft, Kopfschmerzen, Zittern, Unruhe, Schwindel, es geht evtl. „durch Mark und Bein", Ostino fand auch Reaktionen auf die Pupillen, auch der Preyersche Ohrmuschelreflex gehört hierher. Es handelt sich also in solchen Fällen um Sensationen, die vom Cochlearis auf den Trigeminus, Sympathicus, Vestibularis, motorische Gebiete übergehen. Auch subjektive Geräusche können durch periphere Schalleindrücke, z. B. Töne einer hohen Stimmgabel, gesteigert werden (V. Czerny). Auch Binswanger[2]) konnte bei hystero-neurasthenischen Personen die Auslösung unangenehmer, oft geradezu schmerzhafter Allgemeingefühle, verbunden mit Schwindel und subjektiven Geräuschen, durch Schalleinwirkungen konstatieren, die er als *Oxyacoia* bezeichnet[3]). Neuerdings ist Christ[4]) an der Hand von 3 Fällen, bei denen musikalische Töne zur Entstehung ausgesprochener Zahnschmerzen führten, diesen Zusammenhängen nachgegangen und hat in besonders eingehender Weise die Wege aufzudecken gesucht, auf denen Cochlearis und Trigeminus anatomisch zusammenhängen.

Die Entstehung der Hyperästhesie ist ohne Mitbeteiligung der Hirnrinde wohl schwer möglich. Sieht man von den leichteren, in die Breite des Normalen gehörenden Fällen ab, so ist eine gewisse Disposition des Gesamtnervensystems wohl unerläßlich, es sei durch irgendeine organische Erkrankung oder im Sinne einer nervösen, hysterischen, neurotischen Einstellung. Auf Grund einer derartigen Beeinträchtigung der Qualität des Nervensystems, wie man sie bei Schwerhörigen, und hier wieder besonders bei Nervenschwerhörigen so oft findet, kann sich dann der akustische Reiz vom Hörzentrum in der Schläfenlappenrinde auf die vorhin genannten Nervengebiete auf oft recht komplizierten Wegen verbreiten. Hierbei mögen gewisse organische Störungen in diesen anderweitigen Nervengebieten — z. B. eine Pulpitis bei Zahnschmerzen — bahnend wirken. Erleichternd wirkt ferner die Empfindlichkeit des Cochlearis, seine Nachbarschaft zum Trigeminus und das Verbundensein beider Nervenbahnen durch mannigfache anatomische Beziehungen. Nach Barany[5]) ist der durch die obere Olive ziehenden akustischen Bahn hierbei eine besondere Rolle zuzuweisen, weil diese Bahn gleichzeitig mit dem zweiten Neuron des Cochlearis und mit dem Trigeminuskern der entsprechenden Seite zusammenhängt. Meistens wird die Ursache für die Entstehung der Hyperästhesie und der subjektiven Geräusche eine gemeinsame sein, indem derselbe Reiz, der in der engeren Hörsphäre zu subjektiven Geräuschen führt, durch Weiterleitung des Reizes über das Rindenzentrum hinaus gleichzeitig die Hyperästhesie bewirkt. So wird es auch verständlich, daß Hyperästhesie und subjektive Geräusche einander verstärken können.

29. Die *subjektiven Geräusche bei der Degeneration und Atrophie des peripheren Neurons* sind im allgemeinen kontinuierlich, nur in der Intensität periodisch wechselnd. Die Tonlage der Geräusche ist gewöhnlich eine hohe, etwa um c^5 herum, sie haben gern den Charakter des Singens, Klingens, Läutens, Zwitscherns,

---

[1]) Urbantschitsch, V.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 30, S. 129. 1883.

[2]) Binswanger: Die Hysterie. 1904; Nothnagels Spezielle Pathol. u. Therapie, Bd. 1, S. 2. 1912.

[3]) Andere Autoren wollen mit Oxyacoia lieber eine gesteigerte Scharfhörigkeit bezeichnet wissen.

[4]) Christ: Zeitschr. f. Laryngol. Bd. 12, H. 1. 1923.

[5]) Barany: Lewandowskys Handb. d. Neurol. Bd. 1, S. 2. 1910.

auch des Siedens, Zischens. Es gibt aber auch rhythmische Geräusche bei den Erkrankungen des peripheren Neurons, die als feinste Gefäßgeräusche aufzufassen sind, da die Hyperämie bei allen diesen Erkrankungen häufig mitspricht. Im übrigen ist bezüglich der Entstehung der subjektiven Geräusche auf die Ausführungen bei den Labyrintherkrankungen Bezug zu nehmen (s. I, 14). Sie entstammen teils einem akuten Reizzustand der Sinneszellen, Ganglienzellen, Nervenfasern, teils dem Fortschreiten der Degeneration, die Nervenfaser wird gereizt, bevor sie zugrunde geht, das gilt für alle Formen der Degeneration des peripheren Neurons.

Bei Schußverletzungen ist die Tonhöhe der subjektiven Geräusche nicht von der Tonhöhe des Schusses abhängig (Schaeffer). Hier entsteht zunächst ein tiefes, evtl. sausendes Geräusch als Ausdruck der Gesamtschädigung, das später in hohes Klingen übergeht.

Es ist überhaupt nicht immer sicher, daß die groben, anatomisch nachweisbaren Veränderungen die Ursache der subjektiven Geräusche sind. Hegener zieht den Vergleich mit den Neuralgien, wo trotz heftigster Beschwerden nur feine Ernährungsstörungen im Nerven, in seiner Scheide, in den Nervi nervorum vorliegen, und so könne es auch beim Acusticus sein. Auch reflektorische Reizübertragungen auf die peripheren oder zentralen Neurone des Octavus kommen in Frage (Trigeminusäste der Nase, Gehörgangsfurunkel, Sympathicusreizung vom Magen aus, Reizung des Ganglion cervicale supremum bei Basedow). Ob sich Erkrankungen des peripheren Neurons mit und ohne subjektive Geräusche voneinander unterscheiden, steht noch dahin.

Von Interesse ist die Frage, wie die *subjektiven Geräusche bei intaktem Hörvermögen* aufzufassen sind. Wittmaack hält in diesen Fällen die nicht rhythmischen, mehr oder weniger gleichmäßigen Geräusche für besonders bedingt durch *Neurasthenie* oder Hysterie; infolge ihrer Veranlagung empfinden die Nervösen physiologische Geräusche und beachten sie. Andere Autoren machen wiederum darauf aufmerksam, daß die subjektiven Geräusche *die Initialsymptome der Arteriosklerose* sein könnten, auch wenn Störungen des Sprach- und Tongehörs noch fehlen, daß man also Neurasthenie und Präsklerose nicht verwechseln solle.

30. Bei der *Taubstummheit*, an deren Entstehung alle Abschnitte des schallempfindenden Apparates beteiligt sind, spielt das periphere Neuron eine so hervorragende Rolle, daß am Schluß dieses Abschnittes einige zusammenfassende Worte angezeigt erscheinen.

Die Taubstummheit kann angeboren oder erworben sein, was bei unzuverlässiger Anamnese klinisch ungeheuer schwer unterscheidbar ist, am ehesten spricht noch das Fehlen von Hörresten und vestibulärer Reaktion für erworbene Taubstummheit, während Fehlen des Fröschelschen Kitzelsymptoms mehr für angeborene sprechen soll [Kompanejetz[1])]. Ätiologisch spielt die Blutsverwandtschaft der Eltern eine große Rolle, und ein gewisses Licht auf das Wesen der Erkrankung wirft die von Albrecht[2]) konstatierte Tatsache, daß sich die konstitutionell-sporadische Taubstummheit monohybrid recessiv vererbt, die hereditäre Labyrinthschwerhörigkeit aber dominant.

Auch Orth[3]) spricht sich in diesem Sinne aus. Er hält es für denkbar, daß verschiedene Idiotypen der Taubstummheit vorkommen, die sich wohl im gleichen Phänotypus, also dem Symptom Taubstummheit, äußern, genotypisch aber gar nichts miteinander zu tun haben, und nimmt Bezug auf Marx, nach dem bei Taubstummheit die — wenn auch fast stets im Labyrinth lokalisierten — Veränderungen so verschiedene Typen zeigen, daß sie als Idiotypen auffaßbar sind. Das Auftreten von gesunden Nachkommen aus Ehen von

[1]) Kompanejetz: Folia otolaryngol. I. Tl. Orig.: Zeitschr. f. Laryngol., Rhinol. u. ihre Grenzgeb. Bd. 13, H. 6. 1925.
[2]) Albrecht: Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 110, H. 1. 1923.
[3]) Orth: Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 111, H. 2. 1923.

Trägern konstitutionell bedingter Merkmale kann aber auch auf polymere Bedingtheit des Merkmals hinweisen, d. h. darauf, daß das Merkmal auch durch das Zusammenwirken mehrerer Faktoren zustande kommt. Je nachdem bei der Erzeugung des Merkmals mehrere gleichsinnig oder verschiedensinnig wirkende Erbeinheiten beteiligt sind, spricht man dann von Homomerie oder Heteromerie. Von den gleichsinnig wirkenden Faktoren kann schon eins für sich das Merkmal erzeugen, von den heteromeren werden meistens alle zur Erzeugung des Merkmals nötig sein. Für polymere Bedingtheit scheint die Tatsache zu sprechen, daß oft aus Kreuzungen taubstummer Eltern hörende und taubstumme Kinder hervorgehen, und zwar in größerer Häufigkeit, als der Verbreitung der Anlage in der Bevölkerung entspricht.

Im übrigen ist die intrauterin erworbene Form fast stets meningitischen Ursprungs, wobei im Sinne von Voss[1]) vielleicht auch das Geburtstrauma eine Rolle spielt. Als Ursache der postfötal erworbenen Form kommen besonders epidemische Meningitis und Scharlach in Frage, seltener Kretinismus, Kopftrauma, hereditäre Lues und eine Reihe anderer Infektionskrankheiten.

Was die Einteilungsprinzipien anlangt, so ist die Einteilung in kongenitale und erworbene Fälle nicht durchführbar, da als kongenital nicht nur keimplasmatische Störungen, sondern auch intrauterine Meningitiden fallen, auch die Lues congenita, wenn die Taubstummheit erst später in der Kindheit auftritt, schwer einzuordnen ist. Steurer unterscheidet zweckmäßig einfach zwei Hauptgruppen: I. Auf Mißbildungen und Entwicklungsstörungen beruhende Fälle; II. regressive Veränderungen des Mittelohres, der Labyrinthkapsel, des inneren Ohres (Residuen nach Labyrinthentzündung, genuine Labyrinth- und Neuroepitheldegeneration, hereditär-degenerative periphere Cochleardegeneration), des Hörnervenstammes, des zentralen Hörnervenapparates (Einordnung der traumatischen Fälle je nach histologischem Befund).

Die pathologisch-anatomischen Veränderungen sind von Görke[2]) sehr anschaulich dargestellt worden. Die Hauptschwierigkeit liegt darin, daß wir vielfach noch gar nicht wissen, ob ein Befund als Haupt- oder Nebenbefund aufzufassen ist, und welche Teile des schallempfindenden Apparates zum Hören unerläßlich sind, zumal auch die Bedeutung des Cortischen Organs neuerdings in ein anderes Licht gerückt wurde, und bei geringeren Hörstörungen Erwachsener schwerere Veränderungen vorliegen können als an den evtl. nur minimal veränderten Schläfenbeinen Taubstummer.

Sind doch nach Nager[3]) schwere Mißbildungen, die man früher als Ursache nur von völliger Taubheit in Anspruch nahm, auch bei angeborener Schwerhörigkeit gefunden worden, und Hofmann[4]) berichtet über einen Fall von Taubstummheit, bei dem, wenn man sich eine linksseitige akute Mittelohrentzündung fortdenkt, nur eine verdickte und gefäßarme Stria vascularis vorlag. Wenn auch der Degeneration der Stria ein Einfluß auf die Entstehung der Taubstummheit zugeschrieben wird mit Rücksicht auf die sekundäre Degeneration der Papille, die sie bedingen kann, so steht doch, wie Lange meint, der Beweis immerhin noch aus.

Das Wesen des Prozesses ist bei diesem Stande der Dinge also wohl häufiger allein oder gleichzeitig zentralwärts in der Medulla und im Gehirn zu suchen wie im Labyrinth allein, wofür auch in gewissem Sinne die vorhin erwähnte Vererbungsart spricht.

Dafür spricht auch das gelegentliche Vorkommen sonstiger zentraler Störungen, z. B. das von Fischer[5]) bei einem Taubstummen beobachtete und als zentrale funktionelle Störung aufgefaßte Symptom der Umkehr- und Spiegelschrift (auf dem Wege vom optischen Wahr-

[1]) Voss: Gesellschaft deutscher Hals-, Nasen- und Ohrenärzte 1923.
[2]) Görke: Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 80. 1909.
[3]) Nager: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 11, H. 2. 1925.
[4]) Hofmann: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 58, S. 10. 1923.
[5]) Fischer: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 5, S. 254. 1923.

nehmungszentrum zum optischen Erinnerungsfeld unterbleibt in der geistigen Verarbeitung die normale Umkehr des Objektes).

Es ist von Bezold[1]) die Frage untersucht worden, wie groß der Funktionsausfall sein muß, um zur Taubstummheit zu führen, und er kam zu dem Schluß, daß es zum Verlust der Sprache kommt, wenn die Sexte b^1—g^2 fehlt oder nicht mindestens 5—10% ihrer Hörzeit hindurch gehört wird, daß aber andererseits trotz des Vorhandenseins dieser Sexte das Sprachgehör fehlen kann, wenn außer der Innenohrerkrankung zentrale Faktoren (Worttaubheit) mitwirken. Bezold stellte diese Sexte funktionell der Fovea centralis des Auges gleich, da sie in die Mitte der nach Helmholtz die Eigentöne der Vokale einschließenden Tonstrecke g^1—d^4 fällt und letztere wiederum die Mitte der gesamten Tonstrecke des menschlichen Ohres bildet. Später hat sich gezeigt, daß die Eigentöne der Vokale zwischen g und d^4 liegen, und daß nach den Untersuchungen von Frankfurter und Thiele die Aufhebung der Perzeption von b^1—g^2 durch Interferenz nicht das Sprachverständnis aufhebt. Auch Kompanejetz[2]) will der Sprachsexte keine generelle Bedeutung zuerkennen, er konstatierte Fälle, bei denen die Sprachsexte fehlte bzw. weniger wie 5—10% gehört wurde und trotzdem Sprachgehör bestand. Meines Erachtens liegt aber die Sache auch heute noch so, daß der Sprachsexte bzw. der Gegend derselben eine gewisse Bedeutung nicht abzusprechen ist, wenn auch nicht mit mathematischer Genauigkeit.

Übrigens ist es nach Neumann charakteristisch für Hörreste[3]), wenn die oberen Windungen eine besser ausgebildete Papille haben wie die Basalwindung. Über den Nachweis von Hörresten s. I, 10.

III. Die Stammerkrankungen

betreffen entweder in isolierter Weise den Cochlearisstamm oder den ganzen Acusticusstamm.

1. Die *Neuritis des Cochlearisstammes* im Verlaufe akuter Infektionen und Infektionskrankheiten (septische Erkrankungen, Typhus, Fleckfieber, Diphtherie usw.) ist der Hauptrepräsentant der ersten Gruppe, sie soll übrigens nach Alt auch als Folgezustand von Kohlenoxydgasvergiftungen entstehen können.

Anatomisch ist die Neuritis charakterisiert durch exsudative Veränderungen und Leukocyteninfiltration des interstitiellen Gewebes. Sie ist weiterhin charakterisiert durch die Neigung zu gutartigem Verlauf und evtl. völliger Wiederherstellung auch bei zunächst hochgradigen Hörstörungen und wird überhaupt oft erst durch diese Art des Verlaufes erkannt. Doch gibt es auch schwere Formen mit Übergang in Atrophie bzw. Degeneration des ganzen peripheren Neurons unter dem Bilde der chronischen progressiven Schwerhörigkeit bzw. Taubheit.

2. Das Prototyp der Stammneuritis ist nach Wittmaack die *Typhusschwerhörigkeit*, die meistens in den ersten Krankheitstagen beginnt, seltener in den späteren Wochen bzw. in der Rekonvaleszenz. Nach Zeidler[4]) liegt der Höhepunkt der Schwerhörigkeit meistens 2—3 Tage von dem Fieberkulminationspunkt entfernt, so daß die Gehörabnahmekurve der Fieberkurve vorauseilt.

[1]) Bezold: Das Hörvermögen der Taubstummen, S. 121.

[2]) Kompanejetz: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 11, H. 3. 1925.

[3]) Hörreste sind häufiger bei angeborener wie bei erworbener Taubstummheit. Man findet sie nach Bezold in 69,6, nach Kompanejetz nur in 42% der Fälle, wobei nach letzterem Gehör für Vokale und Konsonanten auch mit Gehör für Stimmgabeltöne verbunden zu sein pflegt, nicht aber immer umgekehrt.

[4]) Zeidler: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 58, H. 2. 1924.

Der Typhus führt nach meinen Erfahrungen seltener zur Mittelohrschwerhörigkeit wie zur Schwerhörigkeit bei intaktem Mittelohr. Dabei setzt die Typhusschutzimpfung die Häufigkeit und Schwere der Erkrankung herab[1]). Über das Hörprüfungsbild s. III, 11.

3. Auch für das *Fleckfieber*, bei dem in irgendeiner Form das Hörvermögen fast stets leidet, ist mit größerer Häufigkeit der Krankheitssitz in den Stamm zu verlegen, wie in das periphere Neuron. Der Vestibularis ist fast stets frei, die Hörstörung ohne jedes andere Ohrensymptom aber nach meiner eigenen Erfahrung so häufig, daß sie, wie auch Undritz[2]) meint, direkt differentialdiagnostisch verwertbar ist.

Russische Autoren glauben den Sitz vorzugsweise in den Cochleariskern der Oblongata verlegen zu sollen (punktförmige Blutungen, Thromben usw., die spurlos verschwinden, es fehlt auch nicht an Stimmen, die das Vorkommen unspezifischer Mittelohraffektionen bei Fleckfieber betonen. Undritz[2]) denkt an eine Mitbeteiligung der corticalen Zentren (s. III, 12). Gestützt auf reiche eigene Erfahrung möchte ich an dem spezifischen Befallensein der Cochlearis bei intaktem Vestibularis festhalten, während die Mittelohreiterung an Bedeutung absolut zurücktritt. Auch hier ist der im allgemeinen gutartige, zur Rückbildung geneigte Verlauf kennzeichnend, besonders bei den durch relative Immunität ausgezeichneten Einheimischen, während bei den Deutschen der Grad der Hörstörung nicht nur intensiver, sondern auch der Verlauf weniger günstig war. — Nebenbei sei hier der gelegentlich vorkommenden *gliösen Septen* im Verlauf des Cochlearis gedacht (nicht des Facialis und Vestibularis). Man findet sie (Alexander und Obersteiner) eine Strecke weit von der Medulla oblongata entfernt. Ob und inwieweit hierdurch Funktionsstörungen bedingt sein können, ist unbekannt.

4. Bei den *Erkrankungen des Acusticusstammes* handelt es sich teils um entzündliche Veränderungen[3]), teils um Bildungsfehler[4]), teils um Blutungen, teils um Hirnerkrankungen, unter denen besonders Hydrocephalus und Hirntumoren, die ja so gern eine Fernwirkung auf die Schädelbasis ausüben, sowie meningitische Prozesse in Betracht kommen. Letztere und die Kleinhirnbrückenwinkeltumoren beanspruchen eine besondere Beachtung.

5. *Die Kleinhirnbrückenwinkeltumoren* sind entweder echte Tumoren des Octavus, die in den Kleinhirnbrückenwinkel hineinwachsen können und dann fast stets ihren Ausgang vom distalen Teil des Nerven, und zwar vorzugsweise seines vestibulären Anteils nehmen, oder aber sie entstehen von den Gebilden des Winkels selbst und greifen erst hier den Acusticus und den dem Druck hier sehr ausgesetzten Cochleariskern an. Im ersten Falle pflegt es zur röntgenologisch erkennbaren Erweiterung des inneren Gehörgangs zu kommen mit totaler, wenn auch sehr langsam und unmerklich sich entwickelnder Unterbrechung der Leitung des Octavus; in den Fällen zweiter Kategorie läßt die neurologische Untersuchung schon ziemlich früh eine Schädigung anderer Nerven erkennen (III, VI, V, XIII), während bei den echten Acusticustumoren zunächst nur eine Mitbeteiligung des Facialis in Frage kommt. Naturgemäß überwiegen bei der letzteren anfangs die vestibulären Störungen, es gibt aber auch Fälle mit überwiegender Schädigung (Atrophie) des Cochlearis bei relativ erhaltenem Vestibularis (Zange). Die Acusticustumoren bei multipler Neurofibromatosis Recklinghausen unterscheiden sich von den echten Acusticustumoren nach Genese, Bau und gesetzten Ohrensymptomen wenig, sie sind indessen fast stets doppelseitig vorhanden [Steurer[5])]. Die Häufigkeit der Tumoren des Acusticus beruht nach Henschen darauf, daß die Gegend am Austritt des Nerven aus der Schädelhöhle zwischen den Ästen des Octavus im Grunde des Meatus internus im Gegensatz zu den übrigen Hirnnerven noch Bindegewebe embryonalen Charakters aufweist.

---

[1]) Rhese: Die Kriegsverletzungen und Kriegserkrankungen von Ohr, Nals und Nase. Bergmann 1918.

[2]) Undritz: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 9, S. 235. 1924.

[3]) Teilerscheinung einer Polyneuritis cerebralis, periostitische Veränderungen im inneren Gehörgang bei Lues, lymphatische Infiltration im Verlaufe von Leukämie, die allmählich zunehmende und wieder verschwindende, auf Ödemen beruhende Taubheit bei den akuten Exacerbationen von Nephritis, gelegentliche Metastasen von Carcinom.

[4]) Aplasie und Hypoplasie des Hörnerven, Atrophie desselben verbunden mit Opticusatrophie bei Turmschädel.

[5]) Steurer: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 4, S. 124. 1924.

6. Unter den *Meningitiden* spielen alle Formen eine Rolle. Von ganz besonderem Interesse ist aber die Meningitis luetica. Die für das Ohr so ungemein wichtige Lues beteiligt ja alle Abschnitte des Ohres, sie ist auch für das häutige Labyrinth und das periphere Neuron von großer Bedeutung, im Lichte der neueren Forschung erscheinen aber die Beziehungen zwischen Acusticus und luetischer Meningitis so erheblich, daß es gerechtfertigt erscheint, für die Besprechung der

7. *luetischen Schwerhörigkeit* diesen Abschnitt zu wählen.

Unter den durch erworbene Lues bedingten Ohrenerkrankungen beträgt nach Alexander die Zahl der Innenohrerkrankungen 68% und bei der hereditären Lues prävaliert das Innenohr noch mehr. Für die erworbene Lues ist die Prädilektionszeit für das Auftreten von Störungen das 1. und 2. Jahr nach dem Primäraffekt, doch sind Frühfälle schon in der 3. Woche und noch früher bis zum 7. Tage beobachtet worden. Dabei ist natürlich zu bedenken, daß es sich oft nicht um luetische Hörstörungen handelt, sondern um Hörstörungen anderer Herkunft bei Luetikern oder um Kombinationen, z. B. mit professionellen Schädigungen, mit Arteriosklerose, mit Intoxikationen. Oft gibt ein Trauma oder eine vorangegangene Media den Anstoß zur Innenohrbeteiligung. Die hereditär-luetischen Fälle [nach Gradenigo[1]) entweder nur isolierte Schwerhörigkeit oder aber Schwerhörigkeit bzw. Ertaubung kombiniert mit Gonarthritis und Keratitis und evtl. mit Hutchinsonschen Zähnen] pflegen nicht vor dem 6. und nicht nach dem 30. Lebensjahre aufzutreten. Bei ihnen gibt meistens die Pubertät den Anstoß. Das Wesen der zugrunde liegenden Ätiologie wird oft durch den Verlauf verdeckt, der schleichend und langsam sein kann oder etappenförmig oder apoplektiform. Über die *anatomischen Unterlagen* herrschen noch mancherlei Unklarheiten. Im frischen und sekundären Stadium hat man vorzugsweise mit Infiltration im Cochlearis und im häutigen Labyrinth zu rechnen, die zu Blutungen und späterhin zu Sklerosierungen, Verknöcherungen, partieller oder totaler Verödung der Hohlräume des Labyrinths und Nervenatrophie führen oder mit Acusticusaffektionen durch Meningitis luetica bei positivem Wassermann und meningitischen Liquorveränderungen (Voss). Über die Häufigkeit der einzelnen Befundsarten sind die Ansichten geteilt, manche Autoren (Knick) meinen, daß frühluetische Hörstörungen fast stets einer Meningitis luetica oder Perineuritis des Octavus zur Last zu legen seien, nicht aber Veränderungen innerhalb der Schnecke. Da die Ansicht, daß der Liquor und die Meningen der Ausgangspunkt der luetischen Infektion des Zentralnervensystems sind, ziemlich allgemein ist, so liegt es nahe, für die luetischen Acusticusaffektionen den gleichen Gang der Dinge vorauszusetzen. Bei der tertiären Lues spielt die Hauptrolle einerseits die Endarteriitis der Arteria anditiva interna und des Circulus arteriosus Willisii mit folgender Atrophie der Striagefäße und sekundärer Degeneration des peripheren Neurons, andererseits die gummöse basale Meningitis. Bei den apoplektiformen Ertaubungen ist an Blutungen oder plötzlichen Arterienverschluß zu denken. Bei den hereditär-luetischen Hörstörungen prävaliert die Otitis interna, also die Erkrankung des häutigen Labyrinths mit sekundärer Degeneration des Sinnesepithels über die degenerativen Prozesse am Nerven sowie über die entzündlichen Vorgänge an den Meningen und dem Stamm. Über das Hörprüfungsbild bei den luetischen Hörstörungen s. III, 13.

8. Ein Wort wäre noch über *die Salvarsanschädigungen* und *die Neurorezidive* zu sagen. Wie der Name besagt, faßte Ehrlich dieselben, obwohl man sie häufiger erst seit der Salvarsanära beobachtete, als echte Rezidive der Lues auf, die am häufigsten in den ersten 4 Monaten, besonders im zweiten nach der Salvarsananwendung vorkommen, also Manifestationen der frischen Lues am Innenohr sein sollen.

Als ein neurotropes Mittel ist bei Anwendung angemessener Dosen das Salvarsan nicht ohne weiteres zu bezeichnen. Höchstens wenn das Zeitintervall zwischen beginnender Innenohraffektion und letzter Salvarsaninjektion klein ist — wenige Tage bis 3 Wochen — käme diese Auffassung in Frage (Alexander). Trotzdem nehmen viele Autoren mit Rücksicht auf die Tatsache, daß der Beginn der Salvarsanzeit schwere Erkrankungen des Acusticus in sonst nicht gesehener Zahl zur Beobachtung brachte, an, daß das Salvarsan als schädigender Mitfaktor anzusehen sei, indem es durch seine provozierende Wirkung die Gelegenheitsursache abgibt zur Entstehung des an sich rein luetischen Rezidivs, und indem es die fraglichen Störungen um Jahre und Jahrzehnte früher auftreten läßt, wie in der Ara vor dem Salvarsan.

[1]) Gradenigo: Arch. ital. di otol., rinol. e laringol. Bd. 32, H. 1.

Nach Spira[1]) scheint außerdem eine unzulängliche Salvarsanbehandlung Affektionen des inneren Ohres zu provozieren. Sicher ist ferner, daß vorangegangene akute Schädigungen des Acusticus jeder, auch nicht luetischer Art, die Entstehung von Salvarsanschädigungen begünstigen. Sitz der Affektion bei den Neurorezidiven ist besonders der periphere Nerv, doch kommt gelegentlich auch der Stamm des Acusticus oder das häutige Labyrinth als primärer Sitz in Frage. Kobrak will eine rein luetische, eine syphilo-neurotische und eine angioneurotische Octavusstörung unterscheiden. Mir sind nach Salvarsan die beiden letzten Formen nicht begegnet, auch dürfte ihr ätiologischer Zusammenhang mit dem Salvarsan im Einzelfalle recht schwer feststellbar sein.

Die Funktionsstörungen bei den Stammerkrankungen.

9. Das Zustandekommen der Hörstörungen, die jeden Grad haben können, ergibt sich ohne weiteres dadurch, daß infolge der Schädigung des Cochlearisstammes Hörimpulse nicht oder ungenügend weitergeleitet werden können. Hierbei haben die isolierten Cochleariserkrankungen mit den Erkrankungen des peripheren Neurons die Gemeinsamkeit, daß der Vestibularis im allgemeinen unbeteiligt ist, während die Affektionen des ganzen Acusticusstammes mit den Erkrankungen des häutigen Labyrinths im allgemeinen das Gemeinsame haben, daß vestibuläre und cochleare Störungen sich kombinieren.

Hier ist ein Umstand wichtig, auf den ich zuerst und schon im Jahre 1914 hingewiesen habe[2]), und zwar das Ergebnis der galvanischen Reaktion. Reagiert der Vestibularis auf den galvanischen Strom, dann ist der Sitz der Störung innerhalb der Schnecke zu vermuten, bleibt die Reaktion aus, dann ist an retrolabyrinthäre Lokalisation zu denken.

Erwägt man weiterhin, daß die Neuritis des Cochlearisstammes von den übrigen Formen der Nervenschwerhörigkeit durch die Neigung zu gutartigem Verlauf und völliger Wiederherstellung der Funktion ausgezeichnet ist, und daß die Erkrankungen des Acusticusstammes sehr oft mit Begleiterscheinungen nicht otitischer Art einhergehen, so ergeben sich einige weitere Unterscheidungsmerkmale.

10. Die Hörstörungen bei den Stammerkrankungen können den reinen Typ der vorhin skizzierten Innenohrschwerhörigkeit zeigen, sie können ferner Abweichungen an diesem Typ aufweisen, wie sie bei den Erkrankungen des Labyrinths und des peripheren Neurons geschildert wurden. Ganz besonders bemerkenswert ist aber, daß ungemein oft — wie bei den meisten Formen zentraler Hörstörung — die Funktionsstörung auch bei völlig intaktem Mittelohr im unteren Tonbereich beginnt[3]); dabei wechselt das Verhalten der oberen Tongrenze, eine relative Intaktheit des Bereiches der Galtontöne persistiert indessen ziemlich häufig. Diese Einengung der unteren Tongrenze, das wechselnde Verhalten der oberen, das wechselnde Verhalten des allerdings meistens positiven Rinne, die Verkürzung der Knochenleitung bis a^1, die Lateralisation des Weber ins gesunde Ohr bei Einseitigkeit der Erkrankung, die ausgesprochene Beeinträchtigung des Sprachgehörs charakterisieren im allgemeinen das Funktionsbild, und zwar sowohl bei Erkrankungsprozessen, die, wie die Acusticustumoren, von außen auf den Nerven drücken, wie bei entzündlichen Veränderungen des Nerven.

11. Diese Kurvenform, also Defekt an der unteren Grenze mit im großen und ganzen nach der oberen Grenze hin zunehmender prozentualer Hördauer, findet man auch häufig bei der *Typhusschwerhörigkeit*, aber auch steiler Abfall von der unteren nach der oberen Tongrenze oder konzentrische Einengung des Bereiches der musikalischen Töne ist eine hier vorkommende Kurvenform.

---

[1]) Spira: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 57, S. 1025. 1923.
[2]) Rhese: Über die traumatische Läsion der Vestibularisbahn. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 70, H. 3 u. 4.
[3]) Rhese: Passows Beiträge Bd. 7, H. 4 u. 5. 1914.

Auch Zeidler[1]) fand, daß beim Typhus zunächst die Kritik für die tiefen Töne schwand, auch wenn hohe Töne noch präzis unterschieden wurden. Dann folgte rasch die Beeinträchtigung für alle Töne, für die hohen weniger wie für die tieferen. Die c^4-Gabel wurde in jedem Stadium gehört, die kalorische Reaktion war stets normal, Rinne stets positiv, Schwabach stets verkürzt.

12. Etwas anders wie beim Typhus äußert sich die *Fleckfieberschwerhörigkeit.* Die Hörstörung pflegt hier am Ende der zweiten Woche und während der Krisis am stärksten zu sein, aber schon in den ersten Tagen einzusetzen und zwischen einer Hörweite von 1—4 m für Flüstersprache zu schwanken, eine normal auf 300 cm hörbare Taschenuhr wird dabei durchschnittlich nur auf 25—50 cm gehört. Die hohen und tiefen Töne werden im allgemeinen gleichmäßig befallen, die stets verkürzte Knochenleitung kehrt sehr spät zur Norm zurück. Die Hörfähigkeit für die Sprache ist im Vergleich zu der für Stimmgabeln viel stärker herabgesetzt, was Undritz[2]) auf eine Schädigung der corticalen Zentren zurückführt, bei der die reinen Töne leichter wie die Synthese perzipiert würden. In den abgelaufenen Fällen hinterbleibt oft eine gewisse Schädigung für den oberen Tonbereich bei einer Hörweite von 2—4 m für Flüstersprache, falls nicht völlige Wiederherstellung erfolgt, selten persistiert hochgradige Schwerhörigkeit.

13. *Die luetische Schwerhörigkeit*, die oft mit recht quälenden subjektiven Geräuschen verbunden ist, zeigt gern das Bild der reinen nervösen Schwerhörigkeit mit einer Kurve, die von dem mehr oder weniger gut erhaltenen unteren Tonbereich steil nach der oberen Grenze hin abfällt, man findet aber auch häufig Befallensein des ganzen Tonbereichs mit Defekt an der unteren Grenze bzw. vorwiegender Beteiligung der ganz tiefen Töne und mäßigem Aufstieg der Kurve im oberen Tonbereich. Es hängt von der Beurteilung des einzelnen Falles ab, ob in Fällen letzterer Art der Sitz in das Labyrinth oder in den Stamm zu verlegen ist. Aber auch das Verlöschtsein von 1—2 Oktaven in Luftleitung aus der Tonreihe heraus bei sehr guter Knochenleitung für den verlöschten Bezirk kommt vor. Krassnig[3]), der einen solchen Fall beobachtete, meint, daß dann das luetische Ödem nur die Sinnesepithelien für die in Luftleitung verlöschten Oktaven betroffen habe, während die Nervenausbreitung überall erhalten blieb, so daß die Perzeption in Knochenleitung auch weiterhin möglich und verständlich blieb. Es gibt ferner nach Krassnig[4]) Fälle, die mit einem sich durch antiluetische Therapie wieder ausgleichenden negativen Rinne für die tieferen Gabeln (C, C_1) einhergehen. Krassnig ist geneigt, für diese Fälle eine Infiltration an der Innenseite, etwa des ovalen Fensters anzunehmen. Ferner fand dieser Autor unter dem Einfluß der antiluetischen Therapie in gesetzmäßiger Weise zuerst das Gehör für die tiefen, dann erst, und zwar nur teilweise für die hohen Töne wiederkehren.

Dieses sowie die wenigstens in einem gewissen Grade stets vorhandene Beiderseitigkeit der Hörstörung spricht nach Krassnig für Acusticusschädigung durch basale Meningitis, und da diese beiden Symptome die Regel seien, so sei auch die luetische Schwerhörigkeit in der Regel durch basale Meningitis bedingt. Einen weiteren Grund für das frühere Wiederkehren der Hörfähigkeit für die tiefen Töne sieht er darin[3]), daß der luetische Prozeß sein Zentrum in diesen Fällen in der basalen Windung hat und nur Ausläufer gegen die Spitzenwindung hin vorschiebt. Die Ausläufer aber bilden sich eher zurück wie der Hauptherd.

Erwähnt und erklärt wurde bereits die bei der Lues vorkommende Verkürzung der Knochenleitung in einem der Hörfähigkeit für die Sprache nicht

[1]) Zeidler: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 58, H. 2. 1924.
[2]) Undritz: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 9, S. 235. 1924.
[3]) Krassnig: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 7, H. 2. 1924.
[4]) Krassnig: Versamml. d. Hals-, Nasen- u. Ohrenärzte 1923.

entsprechendem Grade, evtl. bei nahezu normalem Sprachgehör. Wenn einzelne Autoren allein hierauf die Diagnose Lues gründen wollen, und wenn KOBRAK sogar zwischen das erste Luesstadium (seronegativer Primäraffekt) und das zweite (Frühlues bei + WaR.) noch ein Zwischenstadium (negative Serumreaktion bei positivem Octavusbefund) einschieben will, so ist das nach meinen eigenen eingehenden Untersuchungen zu weitgehend, wenn man bedenkt, wie oft nach Kopftraumen die gleiche Verkürzung zurückbleibt, auch haben mir umfangreiche Untersuchungen[1]) an luesfreien Soldaten gezeigt, daß man auch bei diesen der Verkürzung bei gutem Sprachgehör nicht selten begegnet. Es ergab sich, daß mittelstarke Verkürzung sowie geringgradigere sich für die c^0-Gabel bei Lues I und Nichtluetikern ungefähr gleich oft fand, hochgradige Verkürzung (bis zu $^1/_2$ der normalen Hördauer) bei 100 luesfreien Soldaten niemals, bei Lues I aber auch nur in 5,8% der Fälle. Bei Lues II stieg die Zahl der Fälle mit hochgradiger Verkürzung auf 15% und bei Lues III auf 26,7%, und hier ist bemerkenswert, daß bei normalhörigen jungen Leuten mit Lues III und negativem Wassermann sich, von einem einzigen Falle abgesehen, eine normale Knochenleitung für c^0 überhaupt nicht fand. Hiernach wird man bei Lues lediglich die ziemlich seltenen Fälle hochgradiger Verkürzung der c^0-Gabel verwerten dürfen. Auch KRASSNIG fand nur bei etwa 10% der Fälle eine unverhältnismäßige Verkürzung der Knochenleitung. Ist sie vorhanden, so soll sie nach KRASSNIG mehr für eine Lokalisation im Labyrinth wie im Acusticusstamm sprechen. SPIRA[2]) gelangte durch seine Untersuchungen sogar zu dem Schluß, daß bei normalem Gehör die Knochenleitung des Luetikers im allgemeinen nicht verkürzt würde, und daß sie bei Gehörsabnahme nicht stärker verkürzt wäre, als dies einer Erkrankung des Cochlearis nichtluetischer Art entspräche. SPIRA fand aber zuweilen ein Mißverhältnis zwischen Hörfähigkeit für die Sprache und für die Stimmgabeln zum Nachteil der ersteren. Die Funktionsstörungen bei den Neurorezidiven nehmen eine Sonderstellung kaum ein. Nach ALEXANDER ist bei musikalischen Leuten ein oft auffallendes Nachlassen des musikalischen Gehörs bemerkbar.

14. Bei den *Hörstörungen durch Meningitis cerebrospinalis epidemica*, die nicht selten sind, nahmen DE KLEIJN und VERSTEEGT[3]) zwei Typen an, einerseits leichte Innenohrschwerhörigkeit mit Herabsetzung der Hörfähigkeit in den mittleren Oktaven, annähernder Intaktheit an der oberen und unteren Tongrenze und intaktem Vestibularis, als Ursache wird eine Neuritis acustica angenommen, andererseits Innenohrschwerhörigkeit stärkeren Grades bis zur Taubheit mit vestibulären Störungen, die Lokalisation wird im Labyrinth gesucht. GRADENIGO nimmt bekanntlich bei Acusticuserkrankungen ein vorzugsweises Ergriffensein des mittleren Tonbereichs an, und die Beobachtungen von DE KLEIJN und VERSTEEGT sind geeignet, dafür zu sprechen. Es ist aus der Ursache her zwar verständlich, daß dieses Ergriffensein des mittleren Tonbereichs gelegentlich vorkommt, daran aber, daß dieses Symptom GRADENIGOS besonders häufig ist oder gar die Regel bildet, kann keinesweg festgehalten werden.

15. Die Fälle der Degeneration des Acusticusstammes, es sei durch Kleinhirnbrückenwinkeltumoren oder andere Ursachen, führen zu der von einzelnen Autoren diskutierten Frage von der *Gültigkeit des Wallerschen Gesetzes für den Cochlearis*.

Nach diesem Gesetz tritt bekanntlich nach supraganglionärer Durchtrennung eines sensiblen oder sensorischen Nerven keine wesentliche Degeneration im peripheren Nerven

[1]) RHESE: Med. Klinik 1919, Nr. 3.
[2]) SPIRA: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 57, S. 1025. 1923.
[3]) DE KLEIJN u. VERSTEEGT: Acta Bd. 3, H. 1. 1922.

ein, weil das Ganglion das nutritive Zentrum für den peripheren Nerven ist. Intracerebrale Durchtrennung des Nerven führt nach Quix nicht zur Degeneration des Cortischen Organs, wenn die Blutversorgung (Art. anditiva interna) und die Endolymphzirkulation (Stria vascularis) intakt bleiben, und Brock fand unter 3 Fällen von Acusticustumoren mit völliger Leitungsunterbrechung des Nerven nur in 1 Falle Degeneration des peripheren Neurons bei normalem Cortischen Organ. Nach diesen und anderen Autoren würde das Wallersche Gesetz für den Cochlearis gelten. Im Gegensatz hierzu fand Wittmaack[1]), der sich gegen die Beweiskraft der Brockschen Fälle wendet, bei Katzen mit Zerquetschung des Nerven im inneren Gehörgang bei Schonung der Gefäße eine Degeneration des Cochlearisstammes peripher der Durchtrennung, aber auch eine Degeneration seines ganzen peripheren Neurons und der Sinneszellen bei intaktem Vestibularis. Hiernach würde das trophische Zentrum noch jenseits des Ganglion spirale zu suchen sein, und der Cochlearis außerhalb, der Vestibularis innerhalb des Wallerschen Gesetzes bleiben.

16. Bezüglich der *subjektiven Geräusche bei den Stammerkrankungen* und ihrer Entstehungsart kann auf die Ausführungen beim Labyrinth und peripheren Neuron Bezug genommen werden (s. I, 14 und II, 29). Sie sind, wie schon gesagt, bei der luetischen Schwerhörigkeit oft sehr heftig und nicht selten mit Überempfindlichkeit bis zur Hyperaesthesia dolorosa kombiniert, die gleichfalls auf die bestehende Neuritis zurückzuführen sein dürfte. Matte will die Siedegeräusche für charakteristisch für den Acusticusstamm halten. Kompressionsneuritiden durch Exostose des inneren Gehörgangs als Ursache musikalischer subjektiver Geräusche erwähnt Woakes[2]).

IV. Die Erkrankungen der zentralen Hörbahn.

1. Hörstörungen durch *Erkrankungen des im verlängerten Mark und in der Brücke* verlaufenden Anteils der zentralen Hörbahn sind an sich selten, doch können nicht nur die gleichen Erkrankungen, die bei den Affektionen des Acusticusstammes genannt wurden, sondern auch zahlreiche andere gelegentlich die Ursache von Hörstörungen werden [Tumoren, Hämorrhagien, Embolien, Thrombosen, Syringomyelie, encephalitische Herde der Kernregion, Hydrocephalus, Meningitis, Bulbärparalyse, Fleischvergiftung[3]), Entwicklungsfehler].

2. Die Hörstörungen bei Encephalitis lethargica (sehr früh Ohrensausen und Schwindel, Verkürzung der Knochenleitung, herabgesetzte Perzeptionsdauer für hohe Töne, Sprachschwerhörigkeit teils unbedeutenden, teils mäßigen Grades, später Parese des VI.—VII. Hirnnerven) führt Gavallo[4]) auf Reizung der Acusticuskerne im Bereich des 4. Ventrikels durch perivasculäre und interstitielle entzündliche Prozesse zurück, auch Pogány[3]) nimmt bei Meningitis lethargica Kernbeteiligung an. An Kernläsion denkt ferner Fischer[5]) in einem Falle von *Hörstörung durch Blitzschlag* (beiderseits Ausfall umschriebener Tonbezirke, starke Verkürzung der Knochenleitung, bemerkenswerte vestibuläre Störungen). Einen autoptisch festgestellten encephalitischen Herd im Kerngebiet des VIII. beschreibt Krassnig, es bestand gleichzeitig ein weit gediehener Nervenschwund in der Schnecke. Der Fall war vorher klinisch genau untersucht worden (neben bulbären Symptomen Hörstörung der tiefen Töne rechts, der Mitteloktaven beiderseits, relativ gutes Gehör für Taschenuhr, für Flüstersprache und für die hohen Töne von c^4 an aufwärts, Knochenleitung links erhalten und für die tiefen Töne gut).

3. Viel Interesse wurde in den letzten Jahren den *Hörstörungen bei der multiplen Sklerose* zugewandt. Sie äußern sich als Dauerstörungen oder als transitorische Octavusschädigung und kommen fast nur bei der bulbären Form der multiplen Sklerose vor. Im allgemeinen sind bei der multiplen Sklerose Hörstörungen selten, während Unlustgefühle bei Schalleinwirkungen und Ohrensausen häufiger sind. Andererseits kann die Cochlearisstörung, die übrigens häufiger einseitig wie doppelseitig vorzukommen scheint, gelegentlich die Bedeutung eines Primärsymptoms haben. Der Sitz der Schädigung der Hörbahn wird gern in die

[1]) Wittmaack: Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 101, H. 1 u. 2. 1917.
[2]) Woakes: zit. nach Hegener.
[3]) Pogány: Gesellsch. d. Ohrenärzte, Kissingen 1923.
[4]) Gavallo: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 3, H. 5.
[5]) Fischer: Zentralbl. f. Ohrenheilk., Juni 1923.

Medulla oblongata und Brücke verlegt, was auch einzelne histologisch untersuchte Fälle mit Herden in den Acusticuskernen illustrieren, aber nach den histologischen Untersuchungen Schlesingers[1]) können die Hörstörungen bei der multiplen Sklerose auch durch Herde im Stamm des Acusticus ausgelöst sein. Sie sind gewöhnlich mit vestibulären Störungen (Nystagmus) kombiniert, meistens ist sogar der Vestibularis allein beteiligt, es kommen aber nach Gomperz und Beck auch isolierte Erkrankungen des Cochlearis vor. Während die transitorischen Fälle bald mit guter Hörfähigkeit, bald mit Taubheit einhergehen, evtl. in Kombination mit vestibulären Störungen und Facialislähmung, analog der transitorischen Amaurose, findet man bei den Dauerformen meistens schwere Hörstörungen. Ertaubung kann sich plötzlich einstellen, es können aber auch die anfangs flüchtigen, remittierenden Hörstörungen allmählich in Dauerformen übergehen. Über das Hörprüfungsbild bei der multiplen Sklerose s. IV, 13.

4. Auch die Entstehung der Otosklerose, bei der der Kalkstoffwechsel eine Rolle zu spielen scheint, sucht Kobrak[2]) neuerdings mit zentralen Veränderungen zu begründen. Nachdem an der Stelle des Zuckerstiches zugleich ein Zentrum für den Kochsalzstoffwechsel nachgewiesen worden sei, sei es, so meint er, nicht unmöglich, daß hier am Boden der Rautengrube zwischen Octavuskernen und sensiblem Vaguskern auch das Zentrum für den Kalkstoffwechsel liege. Die Häufigkeit gestörten Kalkstoffwechsels und des Fröschelschen Kitzelsymptoms (Vagussymptom) bei der Otosklerose spräche für ein hier liegendes zusammenhängendes Gebiet. Experimentelle Klärung der Frage wird in Aussicht gestellt.

5. Bei der *Nephritis* fand Grahe[3]) bei 33 untersuchten Fällen in 82% Hörstörungen. Hierbei soll das Auftreten von Schwerhörigkeit für die Sprache an das Auftreten von Ödemen gebunden sein und mit dem Ödemgehalt schwanken. Es gibt aber auch vom Anasarka unabhängige geringe Hörstörungen, auch braucht selbst bei starken Ödemen die Hörfähigkeit nicht gestört zu sein. Die Schwerhörigkeit ist rein zentralen Ursprungs, dafür spricht die Funktionsprüfung und das so häufige, gleichzeitige Vorkommen von Gleichgewichtsstörungen, auch fanden sich bei der histologischen Untersuchung niemals pathologische, etwa degenerative Veränderungen im Innenohr. Die Art der Nierenerkrankung ist belanglos für die Hörstörung, auch der Blutdruck spielt keine Rolle, Blutungen kommen lediglich in der Agonie zustande. Eine im Verlaufe des Nierenleidens auftretende Herabsetzung der oberen Tongrenze ist nach Grahe für den Verlauf prognostisch ungünstig. Der Augenbefund geht nicht parallel mit dem Ohrenbefund, da ersterer auf lokale Alterationen, letzterer auf die zentrale Allgemeinschädigung zurückzuführen ist.

6. *Beteiligung der Mittelhirnbahn des Cochlearis* ist gleichfalls nicht häufig. In einem Falle von Taubheit fand sich neben Degeneration des ganzen peripheren Neurons eine Degeneration der ganzen zentralen Hörbahn bis zu den Corpora quadrigemina (Quix und Brouwer). Im übrigen sind bisher als Ursache im allgemeinen nur Tumoren der Schleifenbahn bekannt geworden, wie Tuberkel, Gummata, Gliome, Sarkome. Die Hörstörung ist gewöhnlich mit schweren Sehstörungen kombiniert.

7. Bei den *Hörstörungen durch Erkrankung des Großhirns* handelt es sich nach den bisherigen Erfahrungen, wenn man von den rein funktionellen Rindenerkrankungen absieht, vorzugsweise um Fälle von Apoplexie in die innere Kapsel und in den Schläfenlappen, um Embolien, Tumoren der Hörsphäre in der Rinde oder deren Umgebung, um Schläfenlappenabscesse, Läsionen des Schläfenlappens durch stumpfe Gewalt oder Schußverletzung, um Schläfenlappentuberkulose.

---

[1]) Schlesinger, zitiert nach Engelhardt: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 8, S. 192. 1924.

[2]) Kobrak: Folia otolaryngol. I. Tl. Orig.: Zeitschr. f. Laryngol., Rhinol u. ihre Grenzgeb. Bd. 13, H. 3. 296.

[3]) Grahe: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- und Ohrenheilk. Bd. 8, H. 4. 1924.

Die Funktionsstörungen bei den Erkrankungen der zentralen Hörbahn.

8. Über die Entstehung der zentralen Hörstörungen und über ihr Wesen sind unsere Kenntnisse noch recht lückenhaft. Das liegt größtenteils an unseren unvollständigen Kenntnissen über die normale Physiologie. Wir sehen z. B. die Cochlearisbahn nach ihrem Heraustreten aus dem Kerngebiet sich über mehrere Wege verbreiten, ohne den Zweck der einzelnen Straßen zu kennen, ja wir wissen nicht einmal, welches Minimum von den zur Rinde ziehenden Fasern intakt sein muß, damit überhaupt Schallwellen in Seelenenergie umgesetzt werden können. Auch von den Verknüpfungen, Verbindungen, Assoziationen der Hörbahn mit anderen Bahnen wissen wir noch wenig.

Man kennt in dieser Hinsicht die zahlreichen Verbindungen des cochlearen und vestibulären Anteils des Octavus miteinander, und andererseits die zahlreichen Anastomosen des Octavus mit anderen Hirnnervenkernen, so daß Schoenlanck den Octavus bezüglich seiner zentralen Bahn als „Vagus" bezeichnet; man weiß, daß der in der Schleifengegend mit der Hörbahn in Verbindung stehende Nucleus praelemniscus neben sensorisch-akustischen auch Fasern zu den motorischen Rückenmarkhörnern sendet (dadurch vielleicht Einfluß der Musik auf die motorischen Funktionen); man nimmt an, daß die akustische Bahn auch als Reflexumschlag auf die Vasomotoren in Frage kommt (sogar Auslösung von Stenokardie auf diesem Wege wird behauptet); Wallenberg[1]) nimmt eine direkte Verbindung des Cochlearapparates mit dem Kern des Flocculus als anatomische Grundlage für den Rhythmus in Anspruch. Diese Beispiele stellen wohl nur einen kleinen Teil der bestehenden Verbindung dar, über deren Bedeutung zur Zeit außerdem nur erst Vermutungen möglich sind. Die Bedeutung dieser Verknüpfungen und Assoziationen der Hörbahn mit anderen Bahnen muß aber wohl recht erheblich sein, weil sonst die Breite und Auflösung der Hörbahn in mehrere Gebiete unverständlich wäre.

9. Trotz der Lücken in unseren Kenntnissen haben sich indessen aus Experiment und Erfahrung heraus einige Kenntnisse und Merkmale ergeben, wie ich sie bereits im Jahre 1914 an anderer Stelle[2]) zusammengestellt habe. Die hervorstechendste Eigentümlichkeit der zentralen Hörstörungen scheint zu sein, daß sie in einer anscheinend nicht seltenen Zahl von Fällen an der unteren Tongrenze beginnen und hier von Anfang an als Defekt am stärksten ausgebildet sind. In zweiter Reihe fiel mir und andern auf, daß häufig bis zum Schluß die Hörfähigkeit für die ultramusikalischen Töne gut bzw. nur wenig beeinträchtigt ist. Es fehlt verschiedentlich jede Einengung der oberen Tongrenze, selbst beim Bestehen hochgradigster Schwerhörigkeit für die Sprache. Der Verlauf der Fälle, wie man ihn aus der Gesamtheit der Beobachtungen rekonstruieren kann, scheint hiernach so zu sein, daß in diesen Fällen die Region der tiefen Töne zuerst und am nachhaltigsten befallen wird, und zwar in Form eines Defektes an der unteren Grenze von variablem Umfang. Weiterhin wird bei Beeinträchtigung der Hörfähigkeit für den ganzen Stimmgabelbereich die Hörzeit der hohen Stimmgabeltöne am stärksten verkürzt, wobei die Hörkurve im großen und ganzen nach der oberen Grenze zu sinkt. Der in der Mitte gelegene Tonbereich kann lange standhalten und wird allmählich verlöscht unter dem Bilde der konzentrischen Einengung oder durch Hinaufrücken der unteren Tongrenze. Die ultramusikalischen Töne halten gern bis zuletzt stand, selbst wenn bereits Sprachtaubheit besteht. Die Knochenleitung ist, wie zu erwarten, stets verkürzt, aber anscheinend weniger hochgradig wie bei den Krankheitsprozessen innerhalb der Schnecke.

So fiel auch Politzer bei Hirntumoren, wenn die Schwerhörigkeit nicht hochgradig war, eine gute Hörfähigkeit für die Taschenuhr in Knochenleitung auf.

---

[1]) Wallenberg: Versamml. dtsch. Nervenärzte 1923.
[2]) Rhese: Passows Beitr. Bd. 7, H. 3/4. S. 262.

10. Es ist bemerkenswert, daß die Hörprüfungsbefunde bei der Stammneuritis, bei der retrolabyrinthär vom Ganglion spirale bis in den Stamm sich ausdehnenden Neuritis und bei den sekundär von außen an den Acusticusstamm heranreichenden Erkrankungen die größte Ähnlichkeit mit denjenigen bei zentralen Hörstörungen aufweisen können. Es entsteht nun die Frage nach den Gründen für das Zustandekommen dieser Art von Hörstörungen. Nach Wien liegt das Optimum perceptibile bei den Tönen zwischen 1000—5000 Schwingungen, nach Zwardemaaker und Quix zwischen 1200 und 2732, andere Autoren kommen zu einem ähnlichen Ergebnis. Von diesem Optimum aus sinkt die Empfindlichkeit nach beiden Seiten hin, so daß das Verlöschen beider Grenzgebiete wenigstens teilweise erklärt wird, und da der obere Bereich der Skala viel empfindlicher ist wie der untere und der über 12 000 Schwingungen liegende, so wird auch der Beginn an der unteren Grenze verständlich. Bei der Mehrzahl der Erkrankungen des Acusticus und der zentralen Hörbahn handelt es sich ja um sekundäre, von außen an die Hörbahn herantretende Schädigungen. Ob nun in dieser Bahn die Fasern für die tieferen Töne äußeren Schädigungen gegenüber eine exponiertere Lage haben wie die für die hohen Töne, und ob dadurch die Eigenart der Hörstörung mit erklärt wird, sei dahingestellt. Jedenfalls scheint, worauf nachher noch zurückzukommen sein wird, für hohe und tiefe Töne eine getrennte Bahn zu existieren. Gibt es nun Unterscheidungsmerkmale für die einzelnen Formen zentraler Hörstörung?

11. Bei den *Hörstörungen seitens der Medulla oblongata* ist das Sprachgehör im allgemeinen nur gering beeinträchtigt — um so geringer, je frontaler der Herd sitzt —, da der Faserverlauf sich über einen größeren Bereich verteilt; die Kopfknochenleitung ist oft nur für die tiefen Gabeln (*A*) verkürzt. Kobrak[1]) sucht die gut erhaltene Knochenleitung bei Erkrankungen der Kerngegend auf eine besonders von der letzteren ausgehende tonische Beeinflussung der Ohrbinnenmuskulatur zurückzuführen. Herde des caudalen Teiles führen nur zu gleichseitiger, solche des frontalen Abschnitts zu doppelseitigen, oft gegenseitigen Störungen [Grahe[2])].

12. Das Bild der *Brückenschwerhörigkeit* ist im ganzen charakterisiert durch das Bestehen beiderseitiger Hörstörung, da beide Hörbahnen in der Brücke nahe beieinander liegen und durch eine Reihe von Nachbarschaftssymptomen, unter denen Facialislähmung der einen, Hemiplegie der anderen Seite, gegebenenfalls wohl am deutlichsten auf die Brücke hinweisen. Zuweilen wurde das plötzliche Auftreten von Amaurose beobachtet. Otalgie und subjektive Geräusche sind häufig. Die Schädigung des Sprachgehörs kann gering sein, es kann aber auch zur Taubheit kommen. Das Tonprüfungsbild entspricht dem bei Erkrankungen der Medulla oblongata.

13. Um an dieser Stelle einige Bemerkungen über das Hörprüfungsbild bei den vorhin erwähnten Cochlearisstörungen bei der multiplen Sklerose zu bringen, so kann dasselbe, je nach dem Sitz der Herde, recht verschiedenartig sein. Haike[3]) fand Herabsetzung der Hörfähigkeit für die mittleren Töne, Beck[3]) einseitig stark verkürzte Luft- und Knochenleitung bei positivem Rinne und eingeengter oberer Tongrenze, Engelhardt[3]) eingeengte untere und obere Tongrenze, wobei die tiefen Töne am meisten geschädigt waren, die hohen am wenigsten.

---

[1]) Kobrak: Folia oto-laryngol. I. Tl. Orig.: Zeitschr. f. Laryngol., Rhinol u. ihre Grenzgeb. Bd. 13, H. 3, S. 294. 1925.

[2]) Grahe: Versamml. d. Ohrenärzte, Kissingen 1923.

[3]) Beck, Haike, zitiert nach Engelhardt: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 8, S. 192. 1924.

14. Was die *Hörstörungen durch Mittelhirnerkrankungen* anlangt, so läuft die betreffende Bahn von der oberen Olive zur gleichseitigen lateralen Schleife der Haube. Die hier vereinten Fasern sind größtenteils gekreuzt, zum geringeren Teil aber auch ungekreuzt direkt vom Nucleus ventralis stammend. Der weitere Faserverlauf führt durch den Arm des hinteren Vierhügels ohne Berührung der Vierhügel selbst zu den Corpora geniculata interna, und von hier als Hörstrahlung durch den ventralen Teil der inneren Kapsel zum Schläfenlappen. Die Mittelhirnhörstörungen beginnen nach Liebermann einseitig, um aber bald in beiderseitige progressive Schwerhörigkeit überzugehen, da beide Schleifenbahnen nahe zusammenliegen. Die Beiderseitigkeit der Hörstörung könnte aber auch bei einem einseitigen Erkrankungsherd durch die unvollständige Faserkreuzung bedingt sein, und es weist jedenfalls bei zentraler Schwerhörigkeit die Beiderseitigkeit der Hörstörung unter Betonung der Gegenseite mehr auf Brücke und Mittelhirn wie auf den Schläfenlappen, die Großhirnschenkel, den Kleinhirnbrückenwinkel hin. Auch sind die Hörstörungen für die Sprache bei den Schleifenbahnerkrankungen infolge des kompakten Faserverlaufes im allgemeinen deutlich und ausgeprägt, die Verkürzung der Knochenleitung pflegt bis a^1 zu reichen und eine anfängliche Einengung der unteren Tongrenze später konzentrischer Einengung Platz zu machen, so daß die Hörstörung derjenigen bei Acusticusstammerkrankung ähnelt (Grahe). Weiterhin ist die Haubenhörstörung charakterisiert durch den späteren Ausgang in beiderseitige Taubheit und Blindheit. Auch subjektive Geräusche fehlen meistens nicht. Außer den Sehstörungen kommen durch diese Herde des Mittelhirns, die alle in der Gegend des III. und IV. Ventrikels, also um den Aquaeductus Sylvii herumliegen, gleichzeitig noch andere Begleitsymptome vor, wie Augenmuskellähmungen, Ataxie usw.

Einzelne Autoren glauben, daß die Hypokinesis, das Fallen nach hinten, ceteris paribus für Mittelhirntumor spricht.

Die isolierte Läsion der hinteren Vierhügel bedingt nicht Taubheit, da dieses Organ nicht in die Hörbahn eingeschaltet, sondern ihr nur angeschaltet ist, wohl aber scheint sich aus Rothmanns Tierversuchen zu ergeben, daß Zerstörung beider Corpora geniculata interna zu beiderseitiger Taubheit führt.

Kalischer hatte bekanntlich Tiere auf einen bestimmten Freßton dressiert, auf den die Tiere auch nach Exstirpation des Großhirns weiter reagierten. Seine Folgerung hieraus, daß das Mittelhirn Zentrum für die Tonwahrnehmung sei, während das Großhirn vorzugsweise der geistigen Verarbeitung der Höreindrücke diene, hat dieser Autor später selbst zurückgezogen und seine Befunde als „bedingte Reflexe" gedeutet. Derartige bedingte Reflexe durch Töne sind nach Eljassohn[1]) in großer Feinheit auslösbar, nach Burmakins noch mit für den Menschen unhörbaren Schwingungen von 100 000 Schwingungen.

15. Was die *Hörstörungen durch Erkrankung des Schläfenlappens* anlangt, so wird jetzt ziemlich allgemein angenommen, daß die Hörstrahlung in die in der Tiefe der Fossa Sylvii gelegene Querwindungen der ersten Schläfenwindung einmündet, und daß sich hier das Hörzentrum befindet. Da indessen nach Pfeifer die Querwindungen, je nachdem sie steil oder flach abfallen, an verschiedenen Stellen liegen, so wechselt damit auch die Lage des Hörzentrums.

Während nun Pfeifer[2]) das Hörzentrum nur in die Querwindungen verlegt, gehört nach Henschen[3]) zur Einmündungsstelle der Hörstrahlung, also zum eigentlichen Hörzentrum, auch noch der mittlere Teil der obersten Schläfenwindung, während die übrigen

[1]) Eljassohn: Folia oto-laryngol. II. Tl. Ref.: Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. u. Rhino-Laryngol. Bd. 24, H. 10—12, S. 305. 1925.
[2]) Pfeifer: Monatsschr. f. Psychiatrie u. Neurol. Bd. 50. 1921.
[3]) Henschen: Über die Hörsphäre. Journ. f. Psychol. u. Neurol. Bd. 22, H. 3. 1918.

Teile dieser Windung Sitz der Assoziationszentren sein sollen (vorn das musikalische, hinten das Wortbildungszentrum). Im Hörzentrum ist also ein im mittleren Abschnitt der obersten Schläfenwindung gelegener Teil zu unterscheiden, in dem die Grundelemente der Sprache, also vorzugsweise die Klänge abgelagert werden — er wird von einzelnen Autoren als „Klangzentrum" bezeichnet — und ein zweiter ihm benachbart im hinteren Abschnitt des gleichen Gyrus sowie in der angrenzenden zweiten Schläfenwindung linkerseits gelegener Teil, der als „Wortzentrum" bezeichnet wird. Im letzteren, dem Wortzentrum, oder wie man es auch nennt „Wortklangzentrum", werden die akustischen Eindrücke der Sprache abgelagert und als Erinnerungsbilder aufgespeichert. Gelangt zu diesem Zentrum der akustische Eindruck eines Wortes, das in ihm bereits deponiert war, so wird es wieder erkannt. Aber mit dem Vordringen bis zum Wortklangzentrum und der Wiedererweckung der hier deponierten Wortklangerinnerungen ist noch kein Verständnis der Worte erreicht, haben die Worte noch keinen Sinn. Die Verankerung des Wortklanges, wie er sich durch Rhythmus, Tonfall, Klangfarbe, Melodie, ausdrückt, mit dem Begriff geschieht erst dadurch, daß assoziativ verankerte Erinnerungsbilder miteinander verknüpft werden. Ein bestimmtes Zentrum für „Begriffe" existiert nicht (s. IV, Ziff. 20), die Begriffsbildung ist vielmehr an die ganze Gehirnrinde gebunden. Indem die einzelnen Teilvorstellungen, die den Begriff zusammensetzen, und von denen jede mit dem Wortklangzentrum in Verbindung steht, zu Assoziationen kombiniert werden — bald nach dieser, bald nach jener Richtung, je nach der jeweiligen Zusammensetzung der Vorstellungen —, entsteht der mit dem Wort verbundene Sinn oder Begriff. Wir werden hierauf und auf das Zusammenarbeiten mit dem optischen Perzeptionszentrum („Wortbildzentrum") noch zurückzukommen haben (IV, 20).

16. Da das Hörzentrum mit beiden Ohren in Verbindung steht, vorzugsweise aber und der Hauptmasse der Fasern nach mit dem Ohr der Gegenseite, so sind die Störungen bei einseitiger Erkrankung des Schläfenlappens im allgemeinen doppelseitig mit stärkerer Betonung der gekreuzten Seite. Indessen kann naturgemäß einseitige Taubheit niemals einer Rindenerkrankung entstammen. Da sich im Bereich des Hörzentrums die Fasern über einen größeren Bezirk verteilen, wird das Sprachgehör im allgemeinen nur wenig beeinträchtigt, falls nicht ein großer Faserbereich betroffen ist. Die Kopfknochenleitung ist meistens nur für die tiefen Töne (*A*) geschädigt, Weber in der Mehrzahl der Fälle nicht lateralisiert, Rinne meistens positiv. Einseitige Rindenerkrankungen können zu vorübergehenden Reizsymptomen und subjektiven Geräuschen der gegenüberliegenden Seite führen.

Bei Tieren führen sogar Reizungen bestimmter Schläfenlappenstellen zu Bewegungen des äußeren Ohres, also zu Muskelbewegungen.

Tritt indessen zu einer einseitigen Erkrankung noch eine Affektion des Hörzentrums der zweiten Seite hinzu, was durch Embolie und Apoplexie, wenn auch sehr selten, vorkommt, so entsteht plötzlich beiderseitige Taubheit. Ebenso kann beiderseitige hochgradige Schwerhörigkeit oder Taubheit entstehen, wenn ein durch eine Erkrankung des peripheren Apparates taubes Ohr sekundär an Schläfenlappenabsceß der gleichen Seite erkrankt.

Eigene Beobachtung: Alte Cholesteatomtaubheit links, Hinzutreten eines linksseitigen Schläfenlappenabscesses, einige Tage nach operativer Eröffnung desselben plötzlich rechtsseitige Schwerhörigkeit, die bei der völligen Intaktheit des rechten Mittelohres nur auf eine reaktive, bis zur Hörsphäre reichende Encephalitis in der Umgebung des Abscesses bezogen werden kann; rechterseits zuerst Ausfall der tiefen, dann der hohen Töne und bei der Heilung zuerst Rückkehr der hohen, zuletzt der tiefen Töne.

17. Diese und viele andere Beobachtungen sprechen dafür, daß auch bei Schläfenlappenerkrankungen die tiefen Töne zuerst ergriffen sein können, auch nach Grahe kommen Schädigungen umschriebener Bezirke — er fand die obere Tongrenze fast in allen Fällen ein wenig herabgesetzt — als Ausdruck einer differenzierten Leitung vor. Trotzdem ist dieses Ergriffensein umschriebener Bezirke nicht die Regel. Gradenigo hält eine gleichmäßige Herabsetzung der Hördauer für alle Oktaven für typisch für die Erkrankungen des corticalen Hörzentrums,

und auch andere Autoren rechnen damit, daß Rindenverletzungen eine allgemeine Herabsetzung der Hörfunktion bewirken. Dann müßten in diesen Fällen die Hörkurven im Gebiet der Töne mit höchster Empfindlichkeit (c^3, c^4) einen Gipfel aufweisen. Also: entweder umschriebene Schädigung an der oberen oder an der unteren Grenze oder gleichmäßige allgemeine Tonabsetzung.

Es wurde vorhin bei der traumatischen Schwerhörigkeit auf die häufigen Einsenkungen des mittleren Tonbereiches hingewiesen. Ich habe in der letzten Zeit den Eindruck gewonnen, als ob diese Senkung des mittleren Tonbereiches der Ermüdbarkeit des Ohres Stimmgabeltönen gegenüber entspräche und gewissermaßen deren Ausdruck sei. Die mittleren Töne um c^2 herum liegen einerseits außerhalb des Optimum perceptibile, andererseits haben diese Gabeln auch eine recht lange Schwingungsdauer, und die Ermüdung erfolgt unter diesen Umständen natürlich besonders leicht. Deshalb findet man, wie ich durch eine größere Untersuchungsserie fand, diese gleiche Senkung auch bei allgemeiner Schwächlichkeit, Anämie, in der Rekonvaleszenz nach schweren Erkrankungen, bei Neurasthenie und traumatischen Neurosen. Es kann dieses wohl nur mit den zentralen Bahnen zusammenhängen, vorzugsweise mit der Rinde, die ja bei Traumen unmittelbar erschüttert wird.

18. Die *Hörstörungen bei allgemein intrakraniellen Erkrankungen* haben naturgemäß einen ausgesprochenen Typ nicht, da durch Fernwirkung bald dieser, bald jener Teil der Hörbahn betroffen werden kann. Auch die Fälle gleicher Lokalisation — z. B. Tumoren der vorderen oder mittleren oder hinteren Schädelgrube — brauchen nichts Gemeinsames zu zeigen. Daß aber auch der durch Einengung der unteren Tongrenze ausgezeichnete Typ vorkommen kann, lehren Beobachtungen von mir und anderen, und auch Grahe fand solche Fälle. Um so merkwürdiger ist es, daß Fischer[1]) in einer größeren Zahl von Hirntumorfällen nichts derartiges fand.

19. Auf die eben schon gestreifte Frage der Lokalisation innerhalb des Schläfenlappens, also des Hörzentrums, ist noch mit einigen Worten zurückzukommen. Die physiologische Psychologie trennt bekanntlich, wie vorhin schon erwähnt wurde, die Hörsphäre in das Feld der akustischen Empfindung (das vorhin so genannte Klangzentrum), in welchem die einzelnen Lautelemente perzipiert werden, und in das Feld des akustischen Gedächtnisses (das vorhin so genannte Wortzentrum oder Wortklangzentrum), in dem der Schatz von Worten und Klangbildern niedergelegt wird. Ob im Felde der akustischen Empfindung die gleiche Trennung für die einzelnen Tongebiete besteht, wie sie der Hörleitung schon jetzt unbedingt zugeschrieben werden muß, oder ob Schädigungen des Hörzentrums nur eine allgemeine Herabsetzung der Hörtätigkeit im Sinne Monakows herbeiführen, ist zwar noch nicht durchaus entschieden, es scheint aber so, als ob ersteres zuträfe.

Dieses nimmt z. B. Pfeifer[2]) an, und auch Larinow glaubt beim Hunde gefunden zu haben, daß Zerstörungen der 3. Windung zum Ausfall von e—c^2, Zerstörung der hinteren Hälfte der 4. Windung zum Ausfall der hohen Töne von c^2 an bewirken. Nach Pfeifer sitzt die Bahn der hohen Töne als Kappe der Cauda des Linsenkernes auf, und nur ihr dorsaler Saum zieht über den hinteren oberen Rand des Linsenkernes zum medialen Abschnitt der temporalen Querwindung, die tiefen Töne sollen im ventralen Saum der Hörmarklamelle unter der Basis des Linsenkernes hinweg mit der Sehbahn nach unten außen und vorn ziehen, um dann senkrecht in den lateralen Teil der temporalen Querwindung aufzusteigen. A. Pick[3]) glaubt die differente Lokalisation der hohen und tiefen Töne innerhalb der corticalen Hörsphäre im Sinne Pfeifers bestätigen zu müssen. Eine Patientin, die zwei Schlaganfälle durchgemacht hatte, hörte nur hohe Töne. Börnstein[4]) spricht sich gegen Pfeifer aus. Er fand bei Beteiligung der Inselwindungsgegend nur eine allgemeine Herabsetzung

[1]) Fischer: Ges. dtsch. Ohrenärzte, Kissingen 1923.
[2]) Pfeifer: Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 109, H. 1. 1912.
[3]) Pick, A.: Monatsschr. f. Psychiatrie u. Neurol. Bd. 51, S. 314.
[4]) Börnstein: Ges. dtsch. Nervenärzte 1923.

der Hörschärfe. Auch Pawlow[1]) lehnt eine Lokalisation für hohe und tiefe Töne in der Hirnrinde ab und meint, alle Teile der Rinde seien gleichwertig und könnten sich in der Ausübung der Funktion unterstützen.

Das Feld des akustischen Gedächtnisses, also das Wort- oder Wortklangzentrum mit seinem Schatz an Wort- und Klangbildern ist für das Sprachverständnis von höchster Bedeutung.

Diese Erinnerungsbilder unterscheidet Ziehen als aktuelle und latente. Letztere sind uns nicht als psychische Prozesse gegeben, sondern als materielle Veränderungen, nur die aktuellen sind psychische Vorgänge. Durch das Wiedererkennen und im Laufe der Ideenassoziationen wird das latente Bild aktuell oder, was das gleiche besagt, es wird reproduziert.

Dieses Erwecken des akustischen Gedächtnisses kann geübt werden und spielt die entscheidende Rolle bei den Hörübungen, wie sie Bezold durch die Sprachübungen bei den Taubstummen, andere durch komplizierte Apparate erstreben.

Sind gewisse charakteristische Lautelemente, besonders Vokale, erhalten, so knüpft hieran das Kombinieren, Erraten, Ergänzen an. Die Hörstörung zeigt sich nicht nur in Defekten und in Schwerhörigkeit, sondern oft nur in Verlängerung der Erkennungsreaktionszeit, und zwar nicht nur im Sinne Mucks[2]) bei psychogenen traumatischen Hörstörungen, sondern auch bei organischen.

20. Das Feld des akustischen Gedächtnisses scheint nun weiterhin, wie vorhin (IV, 15) schon ausgeführt wurde, in Beziehungen zu stehen zu Assoziationszentren der Hirnrinde, durch die die Wahrnehmungen mehrerer Sinne sich zu einem Ganzen verbinden, so daß ein Zusammenarbeiten der Hörsphäre mit der Seh-, Riech- und Körperfühlsphäre geschaffen wird. So erklärt sich die als *Worttaubheit* bekannte Störung, bei der zwar alle Töne und Lautbestandteile der Sprache gehört werden, die Sprache aber trotzdem nicht verstanden wird, und zwar nicht nur deshalb, weil, wie bei der amnestischen Aphasie, die Namen für Gegenstände und Personen verloren gingen, sondern deshalb, weil der vom Wort zum Begriff führende Weg unterbrochen ist.

Es würde zu weit führen, näher auf das Krankheitsbild der Worttaubheit, den Verlust des Wortverständnisses einzugehen, die Erlebnisreihen näher zu analysieren, die von der akustischen Wahrnehmung des Lautgebildes bis zum Verständnis führen, es genüge der Hinweis darauf, daß die Worttaubheit rein funktionell-psychogen und organisch bedingt sein kann, und daß die organisch bedingte reine Worttaubheit auf eine Läsion der obersten Windung des linken Schläfenlappens und der linken Inselgegend bezogen wird, doch wurden autoptisch auch bilaterale Herde in den Schläfenwindungen festgestellt. Im Gegensatz hierzu fand Inarros[3]) bei einem allseitig verwachsenen Tumor der völlig zerstörten zweiten linken Temporalwindung keine Beeinträchtigung des Sprachverständnisses. Schleich berichtet bekanntlich in seinen Schriften, daß nach seinen zahlreichen Beobachtungen an durch Kopfschuß Verletzten Läsionen des linken Großhirns vorzugsweise die Sinneswahrnehmungen, Läsionen des rechten Großhirns vorzugsweise die Begriffsbildung beeinträchtigen. Sollte dieses richtig sein, dann müßte die Begriffsbildung und damit auch die Worttaubheit in das rechte Großhirn zu lokalisieren sein, wenigstens beim Rechtshänder.

21. Auch die *Melodientaubheit oder sensorische Amusie* gehört hierher. Bei der Hysterie kommt es bekanntlich vor, daß bei sonst kompletter Taubheit das Melodienverständnis erhalten sein kann. Aber in umgekehrter Weise wird auch Melodientaubheit bei erhaltener Hörfähigkeit für die Sprache (Alt) und bei gar nicht oder partiell geschädigtem Tongehör (Ausfall der tiefen Töne in einem Falle von Quensel und Pfeifer[4]) beobachtet und auf Störungen der Assoziation

[1]) Pawlow: Zitiert nach Folia oto-laryngol. II. Tl. Ref.: Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. u. Rhino-Laryngol. Bd. 24, H. 10—12, S. 305. 1925.
[2]) Muck: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 1, H. 3 u. 4.
[3]) Inarros: Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 10, S. 78. 1923.
[4]) Pfeifer: Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie Bd. 81, H. 3 u. 4.

oder Koordination der zum Melodienverständnis nötigen zentralen Vorgänge bezogen. Dabei kann trotz Melodientaubheit das Klang- und Melodiengedächtnis erhalten sein, so daß zu einer vorgesungenen Melodie mit dem Finger der Rhythmus geklopft werden kann, oder aus einem vorgeklopften Rhythmus ein von früher her bekanntes Lied erkannt wird [Quensel und Pfeifer[1])]. Es kann auch die Fähigkeit, Tonhöhe, Differenzen und Intervallfolgen zu erkennen, erhalten sein. Die musikalischen Klänge selbst werden als ungeordnete Geräusche gehört und unangenehm empfunden, Zusammenklänge werden als Dissonanzen gehört. In anderen Fällen äußert sich die Störung lediglich als *sensorische Paramusie*, also als Falschhören der Musik, z. B. der Gesangsklänge. Sie soll im Alter auf *arteriosklerotischer Grundlage* nicht selten sein, und kann dann leicht ältere Musikkritiker zu ungerechter Kritik veranlassen [Marcus[2])].

In einem Falle von Marcus fand sich Einsenkung der Hirnoberfläche am unteren Rande der Fossa Sylvii an den vorderen zwei Dritteln der obersten linken Schläfenwindung (mikroskopisch „reaktionslose Verödung"), während sonst besonders das mittlere Drittel der ersten Schläfenwindung für den Musiksinn in Betracht zu kommen scheint. Nicht zu verwechseln mit der sensorischen Amusie oder Paramusie ist die *motorische Amusie*, eine funktionelle Störung, bei der der an sich erhaltene Ton- und Melodiensinn nur den regulierenden Einfluß auf die Kehlkopfmuskulatur verloren hat, so daß zwar die grobe Muskeleinstellung des Kehlkopfes vorhanden ist, die feinste aber fehlt.

22. Zu den Fälschungen der einem äußeren Schallreiz entstammenden Gehörsempfindung, wie wir sie bei der sensorischen Paramusie kennen lernten, gehört auch das *Doppelhören oder die Diplacusis*, die an dieser Stelle besprochen werden soll, obwohl sie keineswegs immer oder vorwiegend zentral bedingt ist. Bei der Diplacusis löst ein einziger objektiver Schallreiz gleichzeitig zwei Gehörsempfindungen aus. Handelt es sich hierbei um den Zerfall der sonst von beiden Ohren vereinigten Gehörswahrnehmungen, so liegt Diplacusis binauralis vor, während es sich um Diplacusis monauralis handelt, wenn die Störung einseitig ist, indem ein einzelnes Ohr einen Ton — z. B. eine vor dem Ohr ertönende Stimmgabel — oder ein Geräusch in zwei Töne oder Geräusche zerlegt, es kann sogar ein Zerfall in mehr als zwei Töne erfolgen (*Polyacusis*). Die Diplacusis binauralis kann sein eine *dysharmonica* oder echotica. Bei der ersteren werden auf einem Ohr alle oder häufiger nur einzelne Töne tiefer gehört wie auf dem zweiten, und zwar handelt es sich meistens um einzelne Töne der mittleren Oktaven. Der Tonunterschied beträgt nur einen halben bis einen Ton, und kann oft nur an geschulten Musikern empfunden werden. Die *Diplacusis binauralis echotica* äußert sich nicht in einer Qualitätsänderung des zweiten Tons, sondern darin, daß der einen Gehörswahrnehmung eine zweite gleichartige als Echo folgt. Die Diplacusis ist fast stets eine vorübergehende Störung, und sie soll sich fast stets an Mittelohrentzündungen — nach meinen Erfahrungen auch an Tubenkatarrhe — anschließen. Es ist aber wohl kaum anzunehmen, daß die Ursache der Störung im Mittelohr selbst liegt. Dagegen spricht schon das Mitwirken einer gewissen nervösen Disposition, das Vorkommen nach Ermüdungen des Ohres (z. B. durch Telephonieren) oder nach Intoxikation (Jodkali, Chloroform). Man muß also auf den schallempfindenden Apparat als Ursache zurückgreifen. Nun liegt es nahe, an das Labyrinth zu denken, an eine Verstimmung der Basilarmembran, z. B. durch Spannungsanomalien, wodurch besonders die Diplacusis binauralis dysharmonica sich gut erklären ließe. Vielfach ist aber eine Erkrankung des Labyrinths weder nachzuweisen noch anzunehmen, und in diesen Fällen muß wohl auf die zentrale Hörbahn zurückgegriffen

[1]) Pfeifer: Zitiert auf S. 663.
[2]) Marcus: Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie Bd. 81, H. 5.

werden, zumal ja, wie wir sahen, auch andere Verfälschungen der Gehörswahrnehmungen auf diese Quelle zurückgeführt werden mußten.

23. Die vorhin erwähnten, das Zusammenarbeiten mehrerer Sinne vermittelnden Assoziationszentren spielen augenscheinlich eine Rolle bei der als *Farbenhören oder Schallphotismen* oder zwangsweiser Lichtempfindung durch Schall bekannten Störung. Es handelt sich hierbei um eine Erscheinung, wo Physiologie und Pathologie unmerklich ineinander übergehen. Sie äußert sich darin, daß bei disponierten Personen hohe Töne helle Farben, tiefe Töne tiefe Farben vor das geistige Auge fördern, daß Gesichtswahrnehmungen durch gleichzeitige Toneindrücke modifiziert werden sowohl bezüglich der Sehschärfe wie des Farbensinnes.

Es handelt sich also um eine Synästhesie, wie sie auch in Form des Farbigriechens (Odoratio calorata) oder des Farbigschmeckens oder in Kombination des Farbenhörens und Farbigriechens vorkommt. Lomer beschreibt einen Fall, wo das Farbenhören sich in ausgesprochener Weise durch Generationen hindurch fortpflanzte und sieht in ihm ein Zeichen der Entartung. Bei den Farben hörenden Personen können nun auch umgekehrt durch intensive elektrische Lichtreize vorübergehende Hörstörungen ausgelöst werden (*Lichtphotismen*) — nach d'Arsonvalle z. B. durch die ultravioletten Strahlen. Dieser augenscheinlich sehr seltenen Störungen sollen gelegentlich auch normale Personen fähig sein. Was nun die physiologische Erklärung anlangt, so handelt es sich wohl um in frühester Jugend erworbene Assoziationen, die an sich nur zufällig sind und auf Grund einer anzunehmenden Anlage (mangelhafte Hemmungsvorrichtungen im Hörzentrum oder gesteigerte Reizbarkeit desselben) bestehen bleiben und sich festigen. Es ist bemerkenswert und spricht für diese Erklärung, daß auch Zahlen und Vokale subjektive Farbenempfindungen auslösen können[1]). Nach anderer Meinung werden auf reflektorischen, von der zentralen Hörbahn zu den vorderen Stirnhügeln ziehenden Bahnen akustische Erregungen durch Vermittlung der vorderen Vierhügel zentrifugal nicht nur auf die motorischen Augennerven, sondern auch auf die Opticusfasern fortgeleitet, so daß die Retina lichtempfindlich gemacht wird (Rohrer). Das stimmt nicht überein mit der Annahme, daß die Vierhügel nicht in die Hörbahn eingeschaltet sind.

24. *Subjektive Geräusche* können alle Formen zentraler Hörstörungen begleiten. Früher war man der Ansicht, daß subjektive Geräusche zentral nicht ausgelöst werden könnten, daß dieses nur innerhalb des Labyrinths möglich sei. Diese Auffassung ist auf Grund der vorliegenden Erfahrungen beseitigt. Schon die Tatsache, daß intrakranielle Acusticusdurchschneidungen ein vollkommenes Sistieren subjektiver Geräusche nicht herbeiführten, beweist die Entstehung solcher in der zentralen Hörbahn. Auch die Erfahrungen bei der Encephalitis epidemica bestätigten neuerdings die große Häufigkeit von Ohrgeräuschen im Beginn der Erkrankung, die rasch vorübergehen, verschiedene Natur und Stärke haben, auf der gleichen Seite gehört werden, auf der der Facialis und Abducens gelähmt sind und auf perivasculäre Entzündungsherde der akustischen Nervenzentren zurückgeführt werden. Im übrigen dürften für die Entstehung der zentral ausgelösten subjektiven Geräusche die gleichen Gesichtspunkte in Frage kommen, wie sie vorhin dargelegt wurden (I, 14 und II. 29). Der Charakter der zentral bedingten subjektiven Geräusche scheint gern von der labyrinthär ausgelösten abzuweichen, sie sind nicht immer in hoher Tonlage, auch im allgemeinen nicht auf einen bestimmten Ton abgestimmt, sondern mehr diffus, sausend, auch tiefere Tonelemente enthaltend, im übrigen gleichmäßig, arhythmisch. Das dürfte mit der Bedeutung der tiefen Töne bei der Entstehung zentraler Hörstörungen sehr wohl im Einklang stehen.

25. Zu den akustischen Reizerscheinungen kann man in gewissem Sinne auch die in Form von Worten, Stimmen, längeren Melodien auftretenden *Gehörshalluzinationen* Geisteskranker zählen, obwohl ihre Entstehung im Hörnervenapparat nicht denkbar und unerklärbar ist, selbst wenn man berücksichtigt,

[1]) Langenbeck: Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 47, S. 159.

daß gelegentlich mehrere subjektive Töne gleichzeitig oder nacheinander gehört werden können. Es handelt sich also um Vorgänge, die sich im Gebiet des Psychischen, in suprasensorischen Zentren abspielen. Trotzdem haben die Halluzinationen auch für den Otologen ein Interesse, denn nach der Bearbeitung des Materials der Flechsigschen Klinik durch Osann ist anzunehmen, daß in vielen Fällen sensorielle Reize, die im äußeren Gehörgang, im Mittelohr oder schallempfindenden Apparat ihren Ursprung haben — besonders Mittelohreiterungen und subjektive Geräusche — die primäre Anregung geben, so daß die Entstehung der Halluzinationen eine sensoriell-psychische wäre. Auch die Lokalisation der gehörten Stimmen soll meistens in die Seite des kranken Ohres erfolgen, indem durch Hinlenkung der Aufmerksamkeit die dem kranken Ohre entsprechenden Zentren empfindlicher werden. Behandlung des ursächlichen Ohrenleidens kann nach Osann der Entstehung der Halluzinationen vorbeugen bzw. sie beseitigen.

Hörtheorien.

Von

E. Waetzmann

Breslau.

Mit 11 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Budde, E.: Über die Resonanztheorie des Hörens. Physikal. Zeitschr. Bd. 18, S. 225 bis 236 u. 249—260. 1917. — Budde, E.: Mathematische Theorie der Gehörsempfindung, in Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmethoden Abt. V, Teil 7, Heft 1, 195 S. Berlin u. Wien 1920. — Clasing, Maria: Über Hörtheorien. Mitt. a. d. zool. Inst. d. Westf. Wilh.-Univ. Münster i. W., Heft 2, S. 14—55. 1920. Bemerkungen hierzu von E. Waetzmann in der gleichen Zeitschrift, Heft 3, S. 47. 1921. — Schaefer, Carl L.: Der Gehörssinn, in Nagels Handb. d. Physiol. d. Menschen, Bd. III. Braunschweig 1905. — Trendelenburg, W.: Gehörsinn, im Handwörterb. d. Naturwiss. Bd. IV. Jena 1914. — Waetzmann, E.: Die Resonanztheorie des Hörens, als Beitrag zur Lehre von den Tonempfindungen. 162 S. Braunschweig 1912.

I. Vorbemerkungen.

1. Problemstellung.

Man unterscheidet vielfach „zentrale" und „periphere" Hörtheorien. Die ersten wollen die Tatsachen des Hörens aus der Wirkungsweise des nervösen Zentralorgans heraus „erklären", während die letzten in ihren Erklärungsversuchen von dem peripher gelegenen Aufnahmeapparat der Gehöreindrücke ausgehen. Tatsächlich wissen wir über die Wirkungsweise des nervösen Zentralorgans gar nichts. Wir dürfen zwar annehmen, daß in ihm die eigentlichen Gehör*empfindungen* zustande kommen, aber wie das geschieht, das entzieht sich jedem naturwissenschaftlichen Erklärungsversuch. Wenn also dem Zentralorgan z. B. die Fähigkeit zur Klanganalyse zugeschrieben wird, so ist das nur ein stillschweigendes Eingeständnis dafür, daß wir nicht imstande sind, die Klanganalyse durch das Ohr auf irgendwelche bekannte naturwissenschaftliche Vorgänge zurückzuführen. Eine „zentrale" Hörtheorie aufstellen heißt also in Wirklichkeit auf eine exakt naturwissenschaftlich begründete Hörtheorie verzichten.

Demgemäß werden wir uns nur mit den peripheren Theorien beschäftigen. Was kann und soll eine solche Theorie leisten? Sie soll auf Grund der — als bekannt vorausgesetzten — anatomischen und physiologischen Verhältnisse in dem Gehörorgan die Zuleitung der äußeren Reize bis zu den Nervenendigungen hin beschreiben, und sie soll aus dem Bau und der Wirkungsweise des Gehörorgans heraus die — wiederum als bekannt vorausgesetzten — Tatsachen des Hörens verständlich machen, d. h. auf bekannte physikalische bzw. physikalisch-physiologische Vorgänge zurückführen. Leider sind die genannten beiden

Voraussetzungen nicht erfüllt. Der Anatom und namentlich der Physiologe und der Physiker haben jeder auf seinem Gebiete noch viel Kleinarbeit zu leisten, um überhaupt erst die Grundlagen für den endgültigen Aufbau einer Hörtheorie sicherzustellen. Vorläufig stehen wir noch auf durchaus schwankendem Boden. Es scheint mir zur Zeit die Hauptaufgabe eines Referats über Hörtheorien zu sein, den Finger auf die Wunden zu legen und in positiver Beziehung hervorzuheben, an welcher Stelle und in welcher Richtung weitere Untersuchungen und Experimente notwendig und möglich sind. Natürlich kann Verf. nur in physikalischer Beziehung ein eigenes Urteil abgeben.

Um eine Hörtheorie aufzustellen, kann man folgendermaßen vorgehen: Es werden zunächst die wichtigsten Tatsachen des Hörens festgestellt. Sodann wird überlegt, welcher Mechanismus im Ohre vorhanden sein müßte, um sie vom physikalischen Standpunkte aus begreiflich zu machen. Und endlich wird auf Grund der anatomisch-physiologischen Befunde am Gehörorgan geprüft, ob sich ein derartiger Mechanismus nachweisen läßt. Dieser Weg, den man im allgemeinen gegangen ist, birgt gewisse Gefahren, indem man an das anatomisch-physiologische Studium des Gehörorgans zweifellos mit vorgefaßten Meinungen herantritt. Objektiver ist wohl das umgekehrte Verfahren: Es werden zunächst die anatomisch-physiologischen Verhältnisse studiert. Sodann wird auf Grund der gewonnenen Kenntnisse untersucht, welches die Funktionen und die Wirkungsweise der einzelnen Teile sind und wie der Gehörapparat im ganzen reagiert, wenn eine Klangwelle auftrifft. Und endlich wird geprüft, ob aus den so gewonnenen Vorstellungen über die Wirkungsweise des Gehörorgans heraus die Tatsachen des Hörens verständlich werden.

2. Anatomisch-physiologisches.

Es ergibt sich folgendes schematische Bild[1]): Die auf das Trommelfell wirkenden Druckschwankungen verursachen Oszillationen des Steigbügels, dessen Fuß in einer ringförmigen Membran des ovalen Fensters befestigt ist. Die Höhlungen des knöchernen Labyrinths sind stark verzweigt. An das ovale Fenster schließt sich ein etwa ellipsoidförmig gestalteter Raum an, der Vorhof (Vestibulum), von dem verschiedene Kanäle ausgehen: erstens die drei Bogengänge und zweitens die Schnecke. Jeder der drei etwa kreisförmig gestalteten Bogengänge mündet nicht nur mit seinem Anfang, sondern auch mit seinem Ende in den Vorhof ein, und zwar liegen Anfang und Ende nahe beieinander. Bei einer Einwärtsbewegung des Steigbügels wird also auf Anfang und Ende der in einem Bogengang befindlichen Flüssigkeitsmenge der gleiche Druck ausgeübt, so daß bei einer Hin- und Herbewegung des Steigbügels die Flüssigkeit in den Bogengängen im ganzen in Ruhe bleibt. Die einzige Stelle, an welcher die — praktisch zunächst als inkompressibel anzunehmende — Labyrinthflüssigkeit einem Drucke nachgeben und ausweichen kann, ist die Membran (Nebentrommelfell, Membrana tympani secundaria) des runden Fensters, das sehr nahe neben dem ovalen Fenster liegt. Infolgedessen wird sich die Flüssigkeitsbewegung im wesentlichen zwischen den beiden Fenstern und nach Möglichkeit in ihrer unmittelbaren Nachbarschaft abspielen. Somit wird die im Vorhof befindliche Flüssigkeit den Bewegungen des Steigbügels nicht vollkommen folgen, sondern nur kleine, in unmittelbarer Nähe des ovalen Fensters befindliche Mengen werden die Bewegungen mitmachen. Das gleiche würde für die in der Schnecke befindliche Flüssigkeitsmenge gelten, wenn nicht das runde und das ovale Fenster

[1]) Vgl. O. Fischer: Über M. Wiens Bedenken gegen die Resonanztheorie. Ann. d. Physik Bd. 25, S. 118—134. 1908.

durch eine „Scheidewand" voneinander getrennt wären. Diese teils knöcherne, teils häutige Scheidewand durchzieht den spiralig verlaufenden Kanal in seiner ganzen Längsausdehnung und teilt ihn in zwei parallel nebeneinander verlaufende Kanäle, die Scala vestibuli und die Scala tympani. An der Spitze der Schnecke stehen die beiden Skalen durch eine kleine Öffnung (Helicotrema) miteinander in Verbindung. Bei sehr langsamen Bewegungen des Steigbügels nähern sich die Verhältnisse dem stationären Zustand; der häutige Teil der Scheidewand wird in seiner ganzen Längsausdehnung mehr oder weniger stark vorgewölbt werden. Bei sehr schnellen Bewegungen des Steigbügels werden die Druckkräfte der bewegten Flüssigkeitsmasse die elastischen Kräfte der membranösen Scheidewand stark übertreffen; die Flüssigkeitsbewegung wird also im wesentlichen in der Weise stattfinden, als ob die membranöse Scheidewand gar nicht da wäre und wird sich vorwiegend in unmittelbarer Nähe des ovalen und des runden Fensters abspielen, während die nach dem Helicotrema zu gelegenen Flüssigkeitsmengen in Ruhe bleiben. Sind die elastischen Kräfte der membranösen Gebilde so stark, daß das ganze System schwingungsfähig ist, dann *kann* auch *Resonanz eintreten*, und zwar *Resonanz im Helmholtzschen Sinne, wenn die elastischen Kräfte längs der Zwischenwand variieren.*

Wie die Bewegung des Steigbügels bei einer vorgegebenen Druckschwankung am Trommelfell im einzelnen aussieht, ist leider immer noch nicht geklärt. Nach Ansicht mancher Autoren wirkt das angeblich zwischen Hammer und Amboß vorhandene Sperrgelenk derart, daß der Steigbügel wohl einer Einwärtsbewegung des Trommelfells zu folgen vermag, einer Auswärtsbewegung dagegen nicht. O. Frank (Bayerische Akademie — Ber. math.-physik. Klasse 1923) gibt freilich (S. 72) an: „Bei meinen bisher angestellten Versuchen hat sich bis jetzt noch nicht ein Anzeichen dafür ergeben, daß die Sperrvorrichtung bei dem menschlichen Ohr wirkt. Allerdings haben wir unsere Versuche nicht unmittelbar auf diesen Punkt gerichtet." Würde die Sperrvorrichtung doch in dem angegebenen Sinne wirken, so würden die Schallschwingungen auf dem Wege vom Trommelfell zum Steigbügel einer Art Gleichrichterwirkung unterworfen werden. In dem gleichen Sinne könnte auch schon der Bau des Trommelfells (trichterförmig eingezogen und durch die Gehörknöchelchen einseitig belastet) wirken[1]). *Die zuverlässige Beantwortung dieser Frage wäre für den physikalischen Aufbau einer Hörtheorie sehr wichtig.*

Der membranöse Teil unserer „Scheidewand" ist die häutige Schnecke, von der uns hier besonders die Grundmembran mit dem aufgelagerten Cortischen Organ interessiert. Die Basilarmembran besteht aus drei Schichten, der oberen Grenzschicht, die von einem dünnen Häutchen gebildet wird, der Faserschicht und der etwa 5—10 μ dicken tympanalen Belegschicht. Die Fasern der Zona tecta sind sehr fein, dicht verflochten und kaum voneinander zu isolieren. Ausgesprochene Faserstruktur mit 1—2 μ dicken, unverästelten Fasern (Gehörsaiten), welche sich leicht isolieren lassen und durch eine Art Kittsubstanz seitlich zusammengehalten werden, findet sich nur in der äußeren Zone der Basilarmembran, vom Fußpunkte der äußeren Pfeiler aus, in der Zona pectinata. Im frischen Zustande sind die Fasern weich und biegsam, nach der Behandlung mit Reagenzien brüchig und steif. Nach Retzius[2]) beträgt die Breite der gesamten Basilarmembran (gemessen von den Foramina nervosa bis zum Ligamentum spirale) in der Basalwindung 210 μ, in der Mittelwindung 340 μ und in der Spitzenwindung 360 μ, die Länge der Gehörsaiten (Zona pectinata) 135 bzw.

[1]) Waetzmann, E.: Über erzwungene Schwingungen bei gestörter Superposition. Ann. d. Physik Bd. 62, S. 371—388. 1920.

[2]) Aus A. Koellikers Handb. d. Gewebelehre d. Menschen Bd. III, von V. v. Ebner herausgegeben, 1902.

220 bzw. 234 μ. Held[1]) fand an einem Präparat von einem 41jährigen Manne in der ersten Windung die Breite der ganzen Membran zu 176 μ, die der Zona pectinata zu 128 μ, in der zweiten Windung 304 bzw. 192 μ und in der dritten Windung (am Helicotrema gemessen) 480 bzw. 352 μ. An der Schnecke eines 21jährigen Mannes fand er die Breite der Zona pectinata, im Bereiche des runden Fensters an der Stelle gemessen, an welcher die Außenpfeiler deutlich ausgebildet sind, zu 64 μ. Also eine Zunahme der Länge der Gehörsaiten von der Basis nach der Spitze der Schnecke hin um etwa das Sechsfache. Dabei sind die allerersten und die allerletzten Teile der Membran noch nicht mitgemessen. Hensen[2]) gibt als Gesamtbreite für den ersten Anfang 41 μ und für das letzte Ende 495 μ an. *Man dürfte also berechtigt sein, die Länge der Gehörsaiten (Fasern) an der Spitze der Schnecke als mindestens achtmal so groß als an der Basis anzusetzen.* Die Angaben über die Zahl der Fasern schwanken zwischen etwa 13 000 und 24 000. Die Dicke der Reissnerschen Membran beträgt etwa 3 μ.

E. ter Kuile[3]) glaubt, den Pfeilerapparat als *Spannvorrichtung* ansehen zu dürfen, durch welche die Fasern der Zona pectinata in radialer (Quer-)Richtung gespannt werden, und zwar die kürzeren Fasern stärker als die längeren. Wilkinson[4]) hat dem Ligamentum spirale eine Spannwirkung in dem gleichen Sinne zugeschrieben, während P. Bonnier[5]) vergeblich nach einer Spannvorrichtung gesucht hat. Die Verhältnisse scheinen noch recht wenig geklärt zu sein. Sehr zu beachten ist in diesem Zusammenhange eine Arbeit von A. Bethe[6]).

Im allgemeinen wird angenommen, daß die Hörzellen als die eigentlichen Sinneszellen anzusehen sind. Neuerdings hat K. Wittmaack[7]) Bedenken geäußert, ob die Cortischen Sinneszellen wirklich ein funktionell der Stäbchen- und Zapfenschicht der Retina gleichwertiges Gebilde sind. Er kommt zu dem überraschenden Resultat, daß die Sinneszellen des Cortischen Organs und bis zu einem gewissen Grade auch dieses selbst *nicht* als *funktionell unentbehrlich* anzusehen sind, sondern daß ihnen nur die Bedeutung eines Verstärkungs- und Differenzierungsapparates für feinere Wahrnehmungen zuzuschreiben sei. Ebenso ist Minton[8]) der Ansicht, daß der komplizierte Apparat des Innenohres nur zur Herabsetzung der Schwellenwerte diene. Auch über die Art der Verbindung der Nervenfasern mit den sog. Sinneszellen fehlt noch die wünschenswerte Klarheit. Es ist dies einer der zahlreichen dunklen Punkte in der Anatomie und Physiologie der Schnecke.

Nur darin scheint wieder einigermaßen Übereinstimmung zu herrschen, *daß durch die mechanischen Schwingungen der Labyrinthflüssigkeit die Hörhaare irgendwie gereizt werden und daß diese Reize — im allgemeinen durch Vermittelung der Sinneszellen — in Nervenreize umgesetzt werden.* Dem unbefangenen Beurteiler der anatomischen und physiologischen Befunde der einzelnen Forscher wird freilich nicht jeder Zweifel erspart bleiben, ob nicht allgemeine Übereinstimmung zuweilen nur bedeutet, daß unsere Kenntnisse noch sehr unvollkommene sind.

[1]) Nach einer freundlichen brieflichen Mitteilung von Herrn Prof. Held.

[2]) Nach A. Koellikers Handb. d. Gewebelehre.

[3]) ter Kuile, E.: Die richtige Bewegungsform der Membrana basilaris. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 79, S. 484—509. 1900.

[4]) Wilkinson, G.: Philosoph. mag. (6) Bd. 43, S. 349—354. 1922.

[5]) Bonnier, P.: Über die Natur der Hörphänomene. Bull. scientif. de la France et de la Belg. Bd. 25, S. 367—397. 1893.

[6]) Bethe, A.: Die Haltbarkeit von Nervennähten und -narben und die Spannungsverhältnisse gedehnter Nerven. Dtsch. med. Wochenschr. 1919, Nr. 14.

[7]) Wittmaack, K.: Funktionelle Bedeutung des Neuroepithels im Labyrinth. Klin. Wochenschr. Jg. 1, Nr. 45, S. 2220—2222. 1922. Vgl. auch G. E. Shambaugh: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 62, S. 235—240. 1910.

[8]) Minton: Proc. of the nat. acad. of sciences Bd. 8, S. 274. 1922.

3. Akustisches.

Wohl die interessanteste Tatsache des Hörens, welche die Aufmerksamkeit der Akustiker seit jeher in hohem Maße auf sich gelenkt hat, ist die, daß das Ohr imstande ist, *gleichzeitig* verschiedene Schalle, insonderheit Töne verschiedener Höhe, zu unterscheiden. Das Ohr vermag komplizierte Schalle und speziell komplizierte Klänge und Zusammenklänge zu analysieren, d. h. in eine Summe von Tönen zu zerlegen. Mir scheint, vom physikalischen Standpunkte aus, das Hauptkriterium für die Brauchbarkeit bzw. Unbrauchbarkeit jeder Hörtheorie darin zu liegen, ob sie diese Fähigkeit des Ohres in befriedigender Weise darstellt oder nicht. Solange es sich um die Wahrnehmung eines einzelnen Tones handelt, bestehen keinerlei Schwierigkeiten, sich den Vorgang bis zur Nervenreizung grundsätzlich in rohen Umrissen klarzumachen. Die Luftschwingungen werden durch das Trommelfell und die Gehörknöchelchenkette zum inneren Ohre übertragen, die Labyrinthflüssigkeit kommt zum Mitschwingen, und die eingebetteten Nervenendigungen werden im Tempo der Schwingungen erregt. *Grundsätzliche Schwierigkeiten treten erst auf, wenn die gleichzeitige Wahrnehmung von mehreren Tönen verschiedener Höhe verständlich gemacht werden soll,* und zwar hauptsächlich aus folgendem Grunde: Je nach der gegenseitigen Phase der einzelnen Teiltöne eines Klanges ist das Bild der Klangkurve ein ganz verschiedenes. Wenn also etwa das Bild der gesamten Klangwelle als solches die Empfindung eines bestimmten Klanges auslösen sollte, so müßte man erwarten, daß je nach der Phase der Teiltöne ganz verschiedene Klangempfindungen zustande kommen. Das ist aber nicht der Fall, die Klangempfindung ist in weitem Maße unabhängig von der Phase der Partialtöne[1]).

Wenn auf der einen Seite unbestreitbar ist, daß das Ohr eine große Fähigkeit im gleichzeitigen Hören verschiedener Töne besitzt, so ist auf der anderen Seite Tatsache, daß es bei dem Versuch, bestimmte Töne aus einem Zusammenklange herauszuhören, vielfach auch versagt. Namentlich in bezug auf die Beurteilung der Stärke der einzelnen Teiltöne werden seine Fähigkeiten in der Regel überschätzt. In zahllosen Fällen wird ein Teilton nur mit einem Bruchteil der Intensität herausgehört, die er für sich allein haben würde, und in anderen Fällen will es überhaupt nicht gelingen, neben dem Grundton eines Klanges noch Obertöne zu isolieren, obwohl an dem ganzen Charakter des Klanges das Vorhandensein von Obertönen ohne weiteres erkannt wird. Im einzelnen sind die hierher gehörenden Hörphänomene noch recht wenig geklärt und bedürfen dringend weiterer Untersuchungen (s. S. 685). Ihre große Wichtigkeit für die Theorie des Hörens ist nicht zu leugnen. Max Meyer[2]) geht hierin so weit, daß er sagt:

„Es ist nicht nur wichtig, zu wissen, *was* für Töne man in einem bestimmten Falle der Reizung des Organs hört; die Hauptsache ist, zu wissen, *wie stark, relativ,* man diese Töne hört. Dies ist der Prüfstein, an dem man jede Theorie reiben muß, um zu sehen, wieviel echtes Gold in ihr ist."

Ich persönlich stehe allerdings auf dem Standpunkte, daß in der Klanganalyse die Leistungsfähigkeit des Ohres in qualitativer Beziehung bedeutsamer für die Theorie des Hörens ist als sein Versagen in quantitativer Beziehung. Wir haben uns im 3. Kapitel mit den im übrigen sehr beachtenswerten Ausführungen Max Meyers näher zu beschäftigen.

---

[1]) Vgl. z. B. Cosens u. Hartridge: Nature Bd. 110, S. 11. 1922.

[2]) Meyer, Max: Morphologie des Gehörorgans. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 153, S. 375. 1913.

II. Die Resonanztheorie.

1. Mathematisch-physikalische Grundlagen.

Die Resonanztheorie nimmt die Fähigkeit des menschlichen Ohres zur Klanganalyse zum Ausgangspunkt, ohne dabei im einzelnen auf das Intensitätsproblem einzugehen. Genauer werden wir also sagen müssen, daß sie auf dem Ohmschen Gesetze fußt, nach welchem das menschliche Ohr nur eine spezielle Art von Luftschwingungen, nämlich sinusförmige, als einfache Töne empfindet und jede andere periodische Luftbewegung in eine Reihe sinusförmiger Bewegungen zerlegt, deren jede bei genügender Stärke die Empfindung eines Tones hervorruft. Das Ohr zerlegt also hiernach jeden Klang in eine Summe von Partialtönen, den Grundton und die Obertöne. Auf die Frage der Intensität der Teiltöne wollen wir zum Schluß unserer Betrachtungen eingehen, wenn die qualitative Seite der Angelegenheit, die uns ja die wichtigere zu sein scheint, geklärt ist. Die von der Resonanztheorie für die Fähigkeit des Ohres zur Klanganalyse gegebene Erklärung beruht auf einem mathematischen Satz und auf einer mit ihm in engster Beziehung stehenden physikalischen Tatsache. Der mathematische Satz ist der Satz von Fourier, den wir für unsere Zwecke in folgender Form aussprechen können: Jede beliebige periodische Bewegung (Schwingungsbewegung) läßt sich darstellen — und zwar nur auf eine Weise darstellen — als eine Summe von sinusförmigen Schwingungen verschiedener Perioden und einem konstanten Gliede. Wenn wir bedenken, daß ein Klang durch eine komplizierte Schwingung, ein Ton durch eine Sinusschwingung gegeben ist, so zeigt also der Fouriersche Satz, daß es *mathematisch möglich* ist, einen Klang als eine Summe von Tönen aufzufassen. Aber auch *physikalisch* läßt sich eine komplizierte Schwingung in ein Nebeneinander (Summe) von Sinusschwingungen zerlegen. Irgendwelche schwingungsfähigen Gebilde (Resonatoren) kommen zum kräftigen Mitschwingen, wenn ihre Eigentöne als Partialtöne in der auf sie auftreffenden Klangmasse enthalten sind. Also *auf mathematischem Gebiete der Fouriersche Satz, auf physikalischem das Phänomen des Mittönens — das sind die objektiven Grundlagen der Resonanztheorie des Hörens.* In der Darstellung dieser Theorie schließe ich mich in einigen Paragraphen eng, teilweise wörtlich, an einen unlängst veröffentlichten Aufsatz[1]) an.

2. Die Basilarmembran als Resonatorenapparat.

In der Schnecke soll sich ein System verschieden abgestimmter Resonatoren befinden. Erklingt dann im Außenraum irgendein Ton, so schwingt in erster Linie der zugehörige Resonator mit; nach beiden Seiten hin nimmt die Stärke des Mitschwingens gemäß der Theorie der erzwungenen Schwingungen ab. Wie rasch sie abnimmt, das richtet sich nach dem Grade der Dämpfung der Resonatoren. Auf diese Frage kommen wir im 6. Paragraphen dieses Kapitels zurück. Auf einen bestimmten Ton wird also nur eine bestimmte, begrenzte Gruppe von Resonatoren ansprechen, und *durch einen Klang werden mehrere diskrete Gruppen von Resonatoren erregt werden.* So wird jeder einzelne, in dem Klange enthaltene Partialton an einer bestimmten Stelle des Resonatorenapparates lokalisiert.

Die Hauptfrage in physiologischer Beziehung ist nun die, welche Gebilde in der Schnecke als die Resonatoren anzusehen sind. Die meisten Forscher, die überhaupt an der Resonanztheorie festhalten, sind jetzt der Ansicht, daß die

[1]) Waetzmann, E.: Resonanztheorie des Hörens. Naturwissenschaften Jg. 10, S. 542 bis 551. 1922.

Resonatoren in den Radialfasern der Basilarmembran zu suchen seien, und zwar speziell in den ausgeprägteren der Zona pectinata. Ursprünglich hielt Helmholtz die Cortischen Pfeiler für die verschieden abgestimmten Gebilde. Durch Hensens Messungen der Breite der Basilarmembran und Hasses Nachweis, daß die Cortischen Bögen bei den Vögeln und Amphibien fehlen, wurde er jedoch veranlaßt, sich der zuerst von Hensen ausgesprochenen Ansicht anzuschließen, daß die Abstimmung auf der verschiedenen Breite der Basilarmembran beruht, und daß die Radialfasern derselben die abgestimmten Gebilde sind. Dem Pfeilerapparat bleibt dann die Aufgabe, die Schwingungsenergie der Basilarfasern den Hörhaaren und damit den Nervenfasern in kräftigerer Weise zu übermitteln, als es ohne ihn möglich wäre (s. S. 670).

„Ob die Basilarmembran wirklich imstande ist, in der angegebenen Weise (Hensen und Helmholtz) zu schwingen, läßt sich wegen ihrer schweren Zugänglichkeit auf direktem Wege nicht untersuchen; wenigstens sind bisher keine Aussichten hierfür vorhanden. Die S. 32 erwähnte Beobachtung Ewalds an der Basilarmembran einer Meerschweinchenschnecke ist unter abnormen Bedingungen gemacht, indem die Schnecke aufgebrochen war, so daß die Basilarmembran völlig frei lag. Dagegen ist es gelungen (Hensen, A. M. Mayer), an Krebsen und Insekten das Verhalten anderer Gebilde (Hörhaare der Dekapoden, Fühler von Culex Mosquito), die aber von ähnlichen Dimensionen wie die Querfasern der Basilarmembran sind, direkt zu beobachten, während Töne auf sie einwirken. Wenn diese Versuche wirklich zuverlässig sind, so beweisen sie, daß tatsächlich Gebilde von derart kleinen Dimensionen auf Töne aus dem mittleren Teil der Tonskala abgestimmt sein können, ein für das Fundament der Resonanztheorie recht wichtiges Ergebnis.

Man hat auch auf indirektem Wege, mit Versuchstieren, versucht, die Resonanztheorie zu prüfen. Man kann hierbei zwei Hauptgruppen von Versuchen unterscheiden. In der ersten Gruppe gehen die Experimentatoren (Munk, Baginsky u. a.) in der Weise vor, daß zunächst durch operativen Eingriff ein Teil der Schnecke zerstört wird, daß dann das Gehör geprüft wird, und daß endlich durch Sektion Art und Umfang der Schädigungen der Schnecke festgestellt werden. In der zweiten Gruppe werden (Wittmaack, Metzner, Siebenmann u. a.) die Versuchstiere bei zunächst normalem Zustande des Gehörorgans der Einwirkung sehr starker Töne ausgesetzt und nachher seziert. Besonders zu betonen ist, daß bei allen Versuchen der zweiten Gruppe die durch die übermäßig starken Schalleinwirkungen alterierten Zonen der Schnecke einen auffallend großen Umfang besaßen, woraus man vielfach auf das Nichtvorhandensein der von der Helmholtzschen Theorie geforderten scharfen Abstimmung geschlossen hat. Ohne die Schwierigkeiten, welche sich aus der Größe des Umfanges der geschädigten Zonen ergeben, irgendwie unterschätzen zu wollen, scheint es doch nicht richtig, sie allzusehr in den Vordergrund zu rücken, zumal gar nicht zu übersehen ist, inwieweit ein an einer bestimmten Stelle hervorgerufener Entzündungsprozeß sich selbsttätig ausbreitet. Neuerdings hat K. Wittmaack[1]) betont, daß bei geringer Intensität und kurzer Einwirkungsdauer des Tones die Schädigungen sich tatsächlich nur über sehr enge Bezirke zu erstrecken scheinen. Im ganzen genommen wird man bei aller Vorsicht, die man bei der Deutung derartiger Versuche unbedingt walten lassen muß, mindestens sagen dürfen, daß sie eher für als gegen die Helmholtzsche Theorie sprechen“[2]).

Das menschliche Gehör umfaßt etwa 10 Oktaven. Ist es nun denkbar, daß die verschiedenen Fasern auf derart verschiedene Töne abgestimmt sind? Die tiefsten und höchsten Oktaven kann man hierbei noch fortlassen, weil hier das Unterscheidungsvermögen für Tonhöhen immer geringer wird. Als Mittel für die verschiedene Abstimmung stehen zur Verfügung: Erstens die verschiedene Länge der Fasern. Rechnen wir das Längenverhältnis der Fasern an der Basis und an der Spitze der Schnecke als 1 : 8 (s. S. 670), so ergeben sich hieraus schon Unterschiede in der Eigenschwingungszahl der Fasern, die 3 Oktaven

[1]) Wittmaack, K.: Über experimentelle Schallschädigung. Beitr. z. Anat., Physiol., Pathol. u. Therapie d. Ohres, d. Nase u. d. Halses (Passow-Schaefer) Bd. 9. S. 1—37. 1917. Entgegnung hierzu von Siebenmann an gleicher Stelle, S. 37—53. Vgl. auch K. Wittmaack: Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 102, S. 96—107. 1918.

[2]) Im wesentlichen aus E. Waetzmann: Die Resonanztheorie des Hörens; ihre Entwicklung und ihr gegenwärtiger Stand. Naturwissenschaften Jg. 10, S. 544. 1922.

umfassen. Zweitens sollen die längeren Fasern schwächer gespannt sein als die kürzeren (s. S. 670), was eine weitere Vertiefung der Eigenschwingungszahlen der ersten bedeuten würde[1]). Jedoch herrscht hierüber noch keine Klarheit. Drittens sind die längeren Fasern viel stärker belastet als die kürzeren. Schwingt eine bestimmte Querzone der Basilarmembran, so muß die ganze Flüssigkeitsdoppelsäule, die von dieser Querzone einerseits bis zum ovalen, andererseits bis zum runden Fenster reicht, mitgenommen werden. Also haben die kurzen Fasern nur eine kleine Flüssigkeitsdoppelsäule mitzubewegen, die langen Fasern eine große[2]). Nimmt man alles zusammen, so scheint es *vom physikalischen Standpunkte aus durchaus nicht unwahrscheinlich, daß wir hier tatsächlich ein Resonatorensystem vor uns haben; natürlich nicht in dem primitiven Sinne, daß jede einzelne Faser frei für sich schwingen kann und eine bestimmte Eigenfrequenz besitzt, die von derjenigen der benachbarten Faser scharf unterschieden ist, sondern mehr so, daß ganze Gruppen von Fasern, mehr oder weniger breite Querzonen der Basilarmembran, vorwiegend auf bestimmte Töne mitschwingen.*

Eine genauere Berechnung der Eigenschwingungszahlen ist zur Zeit nicht möglich. Einmal ist das schwingende System viel zu kompliziert, als daß man hoffen dürfte, es mit den Gesetzen der schwingenden Saite oder des elastischen Massenpunktes fassen zu können. Vor allem aber müßten zuvor die für eine derartige Berechnung notwendigen physikalischen Konstanten der Schnecke, wenigstens der Größenordnung nach, bestimmt sein.

Es soll bei dieser Gelegenheit grundsätzlich betont werden, daß alle irgendwie ins einzelne gehenden Berechnungen über die Schwingungsvorgänge in der Schnecke vorläufig mit größtem Mißtrauen aufzunehmen sind. Natürlich können wir umgekehrt mit einer vorgefaßten Meinung über den Bau des Gehörapparates aus den Tatsachen des Hörens Rückschlüsse auf die physikalischen Eigenschaften dieses Apparates ziehen und müssen hierbei die Hilfsmittel der theoretischen Physik benutzen. So können wir z. B. unter der Annahme, daß irgendwelche Ohrresonatoren da sind, mit Hilfe der Theorie der erzwungenen Schwingungen die Abstimmschärfe dieser hypothetischen Ohrresonatoren berechnen, wenn wir experimentell, etwa aus Trillerversuchen, ihre Abklingezeiten haben feststellen können. Dagegen sind wir noch weit davon entfernt, aus den anatomisch-physiologischen Befunden über Material, Länge, Dicke, Spannung und Belastung der Basilarmembranfasern ihre Eigenschwingungszahlen berechnen und damit „mathematisch beweisen" zu können, daß sie als Resonatoren aufgefaßt werden dürfen. Eine sehr weitgehende Anwendung von Rechnungen und mathematischer Theorie auf die Vorgänge in der Schnecke scheint mir also zur Zeit nicht nur unfruchtbar, sondern direkt irreführend zu sein, indem hierdurch dem Nichtphysiker, der die Grundlagen und die Bedeutung der Rechnungen im einzelnen nicht zu übersehen vermag, leicht eine viel tiefere Kenntnis der Vorgänge vorgespiegelt wird als tatsächlich vorhanden ist.

G. E. Shambaugh[3]) kommt auf Grund ausgedehnter anatomischer Untersuchungen zu dem Resultat, daß die Hensen-Helmholtzschen Annahmen über die Schwingungen der Querzonen der Basilarmembran unhaltbar seien. Die Radialfasern seien nicht genügend voneinander gesondert, die ganze Basilarmembran sei in Zellschichten eingebettet, und längs ihrer Unterseite ziehen sich

[1]) G. Wilkinson (Nature Bd. 111, S. 396. 1923) legt besonderen Wert auf diese verschiedene Spannung.

[2]) Vgl. auch H. E. Roaf: Nature Bd. 111, S. 498. 1923.

[3]) Shambaugh, G. E.: The Laryngoscope, St. Louis, Juli 1909, S. 481—487; Ann. of otol., rhinol. a. laryngol., Chicago, Dez. 1910. Vgl. auch J. Hardesty: Americ. journ. of anat. Bd. 18, S. 471. 1915.

Blutgefäße hin, die sich je nach dem Blutdruck dilatieren oder kontrahieren sollen. Dagegen verwirft SHAMBAUGH jede „zentrale" (s. S. 667) Theorie (RUTHERFORDS „Telephontheorie") und hält grundsätzlich — auch in ausdrücklichem Gegensatz zu EWALD (s. S. 695) — an der Resonanztheorie fest. Auch nimmt er an, daß die Nervenreizung durch eine Zwischentätigkeit zwischen den Hörzellen und der übergelagerten Membrana tectoria zustande komme. Aber nicht die Basilarmembran mit dem Pfeilerapparat soll hierbei das aktive Glied sein, sondern — wie es übrigens schon C. HASSE[1]) angenommen hat — die Membrana tectoria.

3. Spezifische Energien.

„Nach HELMHOLTZ soll jede Nervenfaser, gleichgültig, auf welche Weise sie erregt wird, nur eine ganz bestimmte Empfindung dem Bewußtsein vermitteln, die sich von der Empfindung, welche eine andere Nervenfaser vermittelt, unterscheidet. Das ist das sog. Prinzip der spezifischen Energien, und zwar in einer besonders engen Fassung. Wenn wir es annehmen wollen, müssen wir sogleich eine Einschränkung machen. Auf einen gegebenen Ton schwingt ja nicht nur ein einziger Resonator mit, sondern eine ganze Anzahl von Resonatoren. Infolgedessen dürften bei der Empfindung *eines* Tones mehrere Nervenfasern beteiligt sein. Halten wir uns streng an die spezielle HELMHOLTZsche Annahme über die spezifischen Energien, so dürfte folgen, daß der objektiv einfache Ton nicht eine einfache Tonempfindung erzeugt, sondern eine aus mehreren Tonempfindungen zusammengesetzte, nämlich aus allen denen, die den erregten Nervenfasern zugehören. Das ist eine unangenehme Konsequenz, der man durch die weitere Annahme entgehen kann, daß die jeder einzelnen Nervenfaser entsprechende spezifische Energie nicht absolut unveränderlich ist, sondern ein gewisses Akkommodationsvermögen besitzt. Wir würden anzunehmen haben, daß eine gleichzeitig gereizte Gruppe von benachbarten Nervenfasern sich zu *einer* spezifischen Energie zu vereinigen imstande ist, eine Anschauung, die von C. STUMPF[2]) nicht nur für möglich, sondern sogar für höchstwahrscheinlich gehalten wird. In neuerer Zeit hat E. BUDDE[3]) die trotz der Ausgedehntheit der Erregungszone des Resonatorenapparates bestehende Einfachheit der Tonempfindung darauf zurückführen wollen, daß er mit O. FISCHER die Annahme macht, daß nur die stark mitschwingenden Resonatoren zur Nervenreizung beitragen, und daß das Ohr denjenigen Ton vernimmt, der dem maximal schwingenden Resonator zukommt. Diese letzte Annahme ist aber gerade erst zu begründen, bevor sie die Entstehung des einfachen Tones erklären kann, denn auch der Bezirk der stark mitschwingenden Resonatoren hat eine gewisse Breite, und eine Begründung liegt eben erst in der erwähnten STUMPFschen Vorstellung. Jedoch muß betont werden, daß das Prinzip der spezifischen Sinnesenergien durchaus noch nicht endgültig geklärt ist"[4]).

Vom physikalischen Standpunkte aus würde man die Annahme der spezifischen Energien in dem speziellen HELMHOLTZschen Sinne am liebsten ganz fallen lassen oder wenigstens so umdeuten, daß man den Sitz der spezifischen Energien nicht, wie wir es bisher getan haben, in die Nervenfasern oder ihre zentralen Endgebilde verlegt, sondern in die Radialfasern der Basilarmembran

[1]) HASSE, C.: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 17, S. 56 u. 598. 1866.
[2]) STUMPF, C.: Tonpsychologie. 2 Bde. Leipzig 1883 u. 1890.
[3]) BUDDE, E.: in Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmethoden, Abt. V, Teil 7, Heft 1, S. 175. 1920.
[4]) Aus E. WAETZMANN: Die Resonanztheorie des Hörens. Naturwissenschaften Jg. 10, S. 544. 1922.

oder, korrekter ausgedrückt, in die Resonatoren im Ohre. Wir würden dann jeder Nervenfaser nur insoweit und in dem Sinne spezifische Energie zuschreiben, als sie indirekt mit einer oder mit einigen wenigen Radialfasern in Verbindung steht, die ihrerseits nur auf Töne ganz bestimmter Höhe reagieren. Freilich führt auch diese Auffassung noch auf gewisse Schwierigkeiten.

4. Die Bewegungen der Labyrinthflüssigkeit.

Auf S. 669 hatten wir besprochen, daß bei schnellen Bewegungen des Stapes die Bewegungen der Labyrinthflüssigkeit sich nach Möglichkeit in unmittelbarer Nähe des ovalen und des runden Fensters abspielen werden. Nun sind die beiden Fenster aber durch die Scheidewand voneinander getrennt. Wäre dieselbe vollkommen starr, so würde die Flüssigkeit bei einer Einwärtsbewegung des Stapes längs der Scala vestibuli durch das Helicotrema und von dort längs der Scala tympani zur Membran des runden Fensters gedrängt werden. Bei Vibrationen des Steigbügels würde also die Flüssigkeit in den beiden Skalen wie in den beiden Schenkeln eines kommunizierenden Rohres hin- und herschwingen. Nun ist die Zwischenwand aber nicht starr, sondern besteht zum Teil aus einem membranösen Gebilde (häutige Schnecke), das dem Druck der Flüssigkeit nachgeben kann. Infolgedessen braucht die Flüssigkeit bei einer Einwärtsbewegung des Stapes nicht durch das Helicotrema zum Nebentrommelfell hin abzufließen, sondern sie wird infolge des auf sie ausgeübten Druckes das membranöse Gebilde nach der Seite des runden Fensters zu ausbauchen, wobei die durch diese Ausbauchung in der Scala tympani verdrängte Flüssigkeitsmenge wiederum nur ausweichen kann, indem sie ihrerseits das Nebentrommelfell ausbaucht. Um uns ein einigermaßen deutliches Bild von den jetzt eintretenden Bewegungen machen zu können, wollen wir uns die häutige Schnecke vorläufig durch eine einfache, leicht nachgiebige Membran ersetzt denken, die bis zur Spitze der Schnecke reicht, so daß das Helicotrema verschlossen wird. Im allgemeinen nimmt man an, daß das letztere von der Basis der Schnecke zu weit abliegt und zu klein ist, als daß die Flüssigkeitsbewegung in erheblichem Maße durch dasselbe vermittelt werden könnte. Vielleicht darf ihm eine gewisse Schutzwirkung gegen Beschädigungen der häutigen Schnecke bei sehr starken Steigbügelbewegungen zugeschrieben werden. Auch könnte es dazu dienen, dauernde Druckunterschiede in den beiden Hälften der Schnecke unmöglich zu machen. Ferner denken wir uns die Schnecke gerade gestreckt und senkrecht mit der Spitze nach unten aufgestellt (Abb. 139). Denken wir uns jetzt noch die beiden Fenster offen und die beiden Hälften mit Wasser gefüllt, und üben wir auf die Wasseroberfläche in der einen Hälfte einen periodisch schwankenden Druck aus, so kommt auch die Wassersäule in der zweiten Hälfte zum Mitschwingen. Dabei wird die Flüssigkeitsbewegung um so tiefer nach unten reichen, je langsamer die Druckschwankungen erfolgen. Wir können also die beiden Skalen mit der membranösen Scheidewand als ein U-förmig gebogenes Rohr von variabler Schenkellänge auffassen.

Abb. 139. Schematische Darstellung der Schnecke.

Dieser sehr hübsche und beachtenswerte Gedanke rührt von F. Lux[1]) her, der ihn folgendermaßen entwickelt hat:

Mehrere U-Rohre, u_1, u_2, u_3 von verschiedener Länge werden mit je einem Schenkel an ein Rohr AB angesetzt und bis zur Höhe $0\,0'$ mit Wasser gefüllt (Abb. 140). Wird jetzt

[1]) Mitgeteilt bei E. Budde: Resonanztheorie des Hörens. Physikal. Zeitschr. Bd. 18, S. 225—236 u. 249—260. 1917.

von A aus ein periodisch schwankender Druck ausgeübt, so kommen die Wassersäulen in den einzelnen U-Rohren zu mehr oder weniger starkem Mitschwingen. Stimmt die Periode der Druckschwankungen mit der Eigenperiode des Wassers in irgendeinem U-Rohr überein, so kommt diese Wassersäule in Resonanzschwingungen. Jetzt geht Lux einen Schritt weiter und wählt als U-Rohrsystem ein Gefäß, das durch eine Zwischenwand in zwei Teile geteilt wird. In die Zwischenwand sind in verschiedenen Höhen Löcher *1*, *2*, *3* gemacht. Das Gefäß ist wieder bis zur Höhe *0 0'* mit Wasser gefüllt (Abb. 141). Auch hier erhält man bei passender Wahl der Periode der von A aus wirkenden Druckschwankungen Resonanzschwingungen durch ein bestimmtes Loch hindurch. Endlich hat Lux die durchlöcherte Wand durch eine nicht durchlöcherte, leicht nachgiebige, elastische Wand ersetzt und nach seinen Angaben auch hierbei Resonanzschwingungen beobachtet.

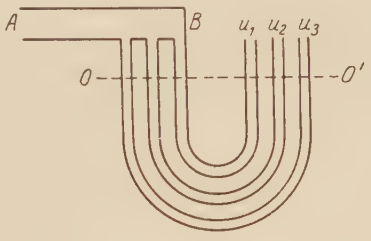


Abb. 140. System von U-Rohren.

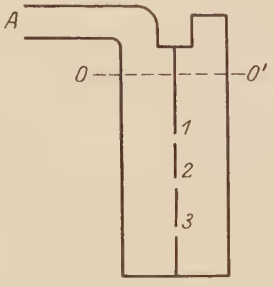


Abb. 141. System von U-Rohren.

Wenn wir den Luxschen Gedanken für die Untersuchung der Schwingungen der Labyrinthflüssigkeit nutzbar machen wollen, so ist vor allem zu beachten, daß in dem Luxschen Modell die Flüssigkeitssäulen nur infolge der Schwere Eigenschwingungen ausführen und damit in Resonanz versetzt werden können, *daß aber die Flüssigkeitssäulen in der Schnecke der Schwerewirkung offenbar entzogen sind.* Es wäre sonst nicht verständlich, daß man in jeder Körperlage gut hört. Als rücktreibende Kräfte, welche Eigenschwingungen hervorrufen, kommen in der Schnecke nur die elastischen Kräfte des Nebentrommelfells und der membranösen Scheidewand in Frage. Die erste wirkt immer in gleicher Stärke, wie schnell auch die Stapesbewegungen erfolgen. Die Ursache für eine *verschiedene* Abstimmung verschieden langer Flüssigkeitsdoppelsäulen in der Schnecke kann also nur eine Verschiedenheit in der Stärke der elastischen Kraft der einzelnen Stellen der membranösen Scheidewand sein. Wir kommen also zu dem Resultat, *daß letzten Endes für die Abstimmung doch wieder eingelagerte elastische Resonatoren* (schmale Querstreifen der Basilarmembran) *verantwortlich zu machen sind.* Die ihnen innewohnende elastische Kraft in Verbindung mit der Masse der zu ihnen gehörenden Flüssigkeitsdoppelsäule bestimmt dann die Eigenperiode.

Freilich sind die skizzierten Vorstellungen nur sehr rohe, denn die membranöse Scheidewand besteht ja nicht einfach aus der Basilarmembran, sondern aus dem sehr komplizierten Gebilde der häutigen Schnecke. *Die Verhältnisse sind aber noch zu wenig geklärt, als daß sich schon irgendwelche Einzelheiten aussagen ließen.*

Wegen der kleinen Dimensionen der Schnecke im Verhältnis zur Länge der Schallwellen hat man für gröbere Überlegungen anzunehmen, daß sich die Flüssigkeitssäulen in der Schnecke als Ganzes bewegen, daß es sich also um sog. „Massenbewegungen", nicht „Molekularbewegungen" handelt. Ferner darf man die Vermutung aussprechen, daß wegen der äußerst geringen Kompressibilität der Flüssigkeit die elastischen Kräfte der in ihr eingebetteten Membranen im allgemeinen nicht ausreichen werden, um merkliche Verdichtungen in der Flüssigkeit hervorzurufen. Es ist also zu vermuten, daß die membranösen Gebilde

von der Flüssigkeit zwangsläufig mitgenommen werden und keine merklich größeren Amplituden als die an sie angrenzenden und sie mitnehmenden Flüssigkeitsmengen haben werden. Aus den gleichen Gründen ist zu vermuten, daß die bei Beginn einer Einwärtsbewegung des Stapes in unmittelbarer Nachbarschaft der Fenster entstehende Ausbauchung der Basilarmembran nicht etwa als selbständige Transversalwelle längs der Basilarmembran abläuft, etwa in der Art, wie längs eines in Luft befindlichen, gespannten Gummischlauches eine Welle abläuft, wenn der Schlauch in der Nähe des einen Endes seitlich gezupft wird. Eine derartige Bewegung längs der Basilarmembran wäre wegen der wahrscheinlichen Kräfteverhältnisse in dem membranösen Gebilde und in der Flüssigkeit schon dann unwahrscheinlich, wenn die Basilarmembran eine völlig homogene Membran ohne Querstreifung wäre. Die Ausbildung frei ablaufender Wellen längs der Basilarmembran scheint hiernach äußerst unwahrscheinlich zu sein. Die Ausbauchung wird immer nur so weit in der Längsrichtung fortschreiten, wie es nötig ist, um der vom Stapes verdrängten Flüssigkeitsmenge Platz zu machen und wie es der Geschwindigkeit der Stapesbewegung entspricht. Je schneller seine Bewegung erfolgt, um so stärker wird vor allem der nächstgelegene Teil der Basilarmembran ausgebaucht werden. Betrachten wir nicht mehr eine einzelne Stapesbewegung, sondern dauernde Vibrationen desselben, so werden sich die Bewegungen der Basilarmembran mehr und mehr auf die Stelle konzentrieren, deren Eigenperiode mit der Stapesperiode übereinstimmt, und ebenso werden die an diese Stelle angrenzenden Flüssigkeitssäulen in der Scala vestibuli und der Scala tympani besonders kräftig mitschwingen.

Man muß sich auch darüber klar sein, daß für feinere Betrachtungen die Flüssigkeit nicht als *vollkommen* inkompressibel angesehen werden darf, weil sonst jegliche Dichteänderungen unmöglich wären, und die Fortpflanzungsgeschwindigkeit eines an einer Stelle ausgeübten Druckes unendlich groß wäre. *Solange über die physiologischen Verhältnisse, namentlich die Spannungsverhältnisse, nichts Näheres bekannt ist, dürfte es kaum möglich sein, in den Bewegungsmechanismus tiefer einzudringen.* Es scheint aber durchaus kein aussichtsloses Unternehmen zu sein, hier durch systematische Versuche größere Klarheit zu schaffen. Ebenso sind von physikalischer Seite noch Versuche notwendig. Es sind die Schwingungen von Flüssigkeiten in engen Kanälen von verschiedenem Querschnitt unter Berücksichtigung der Dämpfung zu untersuchen. Ferner ist das Verhalten nachgiebiger Wände genauer zu studieren, wenn auf die in sie eingeschlossene Flüssigkeit verschieden schnell wirkende Drucke und schließlich periodisch schwankende Drucke ausgeübt werden. Endlich sind die Bewegungen elastischer, in Flüssigkeit eingebetteter Körper zu untersuchen, wenn die Flüssigkeit in Schwingungen versetzt ist. Die Hydrodynamik gibt für Spezialfälle schon gewisse theoretische Aufschlüsse, und es liegt auch schon einiges an Versuchen vor, namentlich von seiten der technischen Akustik her. Im ganzen sind die erwähnten, äußerst schwierigen Fragen aber noch sehr wenig geklärt, und es ist dringend erwünscht, daß weiteres Versuchsmaterial beigebracht wird.

Mit der Bewegung der Labyrinthflüssigkeit im Sinne von Lux haben sich in neuerer Zeit noch Wilkinson[1]) und Roaf[2]) beschäftigt, ohne allerdings ausdrücklich auf Lux Bezug zu nehmen. Wilkinson macht zunächst darauf aufmerksam, daß die Fasern der Basilarmembran von der Basis nach der Kuppel der Schnecke hin nicht nur an Länge und Spannung (zurückgeführt auf das Ligamentum spirale, das nach der Kuppel hin an Volumen und Dichte zunehmen soll), sondern auch an Masse zunehmen. Wie die Baßsaiten eines Klaviers durch

[1]) Wilkinson, G.: Resonatoren in der Schnecke. Journ. of physiol. Bd. 56, S. II bis IV. 1922.

[2]) Roaf, H. E.: Analyse von Schallwellen in der Schnecke. Philosoph. mag. (6) Bd. 43, S. 349—354. 1922.

Umspannen mit Kupferdraht belastet sind, so seien die Fasern der Basilarmembran durch die von ihnen mitbewegte Flüssigkeitsdoppelsäule, die für die nach der Kuppel zu gelegenen Teile der Basilarmembran immer länger wird, belastet. Zu einer Querzone der Basilarmembran bei *B* (Abb. 142) gehört die Flüssigkeitsdoppelsäule *ABC*. Von der Schwingungsamplitude der Querzone der Basilarmembran hängt also nur die Amplitude, nicht aber die Masse der mitbewegten Flüssigkeit ab. Wilkinson hat nach dem Schema der Abb. 142 ein Modell der Schnecke gebaut. Das ovale und das runde Fenster sind durch Gummihäute verschlossen. Der Stapes wird durch einen aufgekitteten Holzstempel dargestellt. Die Basilarmembran ist durch nebeneinandergelegte Messingdrähte nachgebildet, die mit dünnem, imprägniertem Papier überklebt sind. Ihre Spannung wird durch angehängte Gewichte reguliert. Der ganze Innenraum ist mit Wasser gefüllt. Die Erregung geschieht durch Stimmgabeln, die auf den Holzstempel aufgesetzt werden. Die Schwingungen der „Basilarmembran" werden mit Hilfe aufgestreuter, fein pulverisierter Emaille sichtbar gemacht. Es ergeben sich Eigenschwingungen zwischen 100 und 400 in der Sekunde. Leider sind die Angaben Wilkinsons äußerst knapp gehalten, über die Größenverhältnisse gibt er z. B. gar nichts an. Trotzdem scheint sein Modell eher geeignet, als Camera acustica zu dienen als das Ewaldsche Modell, das wir auf S. 699 besprechen werden.

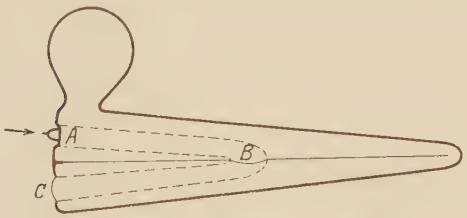


Abb. 142. Schematische Darstellung der Schnecke.

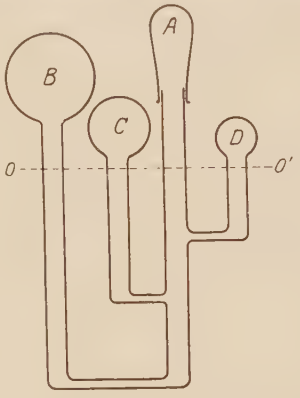


Abb. 143. Schema eines Schneckenmodells.

Roaf geht auch davon aus, daß bei schnellen Druckschwankungen die Flüssigkeitsbewegung nicht weit nach der Kuppel der Schnecke hin vordringen, sondern sich in der Nähe der Fenster abspielen wird. Je langsamer die Druckschwankungen erfolgen, um so weiter rutscht die Ausbauchungsstelle der Membran nach der Kuppel der Schnecke hin vor, und um so länger werden die mitbewegten Flüssigkeitsdoppelsäulen. Theoretische Erörterungen, in denen die Basilarmembranfasern einmal als gespannte Saiten und das andere Mal als (gebogene) Stäbe behandelt werden, führen nicht recht weiter. Nach seinen Angaben hat Roaf aber verschiedene Modelle konstruiert, welche zeigen sollen, daß ein Mechanismus, wie er durch die beiden Skalen der Schnecke mit der membranösen Zwischenwand gebildet wird, tatsächlich imstande ist, komplizierte Druckschwankungen zu analysieren. Eins dieser Modelle wird auch beschrieben. An ein Hauptrohr, welches oben bei *A* durch einen Gummiball verschlossen ist, sind seitlich in verschiedenen Höhen Nebenröhren angesetzt, so daß der ganze Apparat (Abb. 143) wie bei Lux (Abb. 140) ein System von kommunizierenden Röhren verschiedener Schenkellänge darstellt. Das System wird bis zur Höhe *0 0'* mit Wasser gefüllt. Die Nebenrohre sind oben durch Glaskugeln von verschiedenem Volumen verschlossen, um durch das so gebildete Luftpolster die verschiedene Elastizität der einzelnen Stellen der Basilarmembran zu markieren. Je nach der Schnelligkeit der bei *A* wirkenden Druckschwankungen kommt die Flüssigkeit in verschiedenen Nebenröhren in maximales Mitschwingen. Die Analyse einer komplizierten Druckschwankung wird dadurch gezeigt, daß der Gummiball, etwa mit zwei Fingern, nur schwach und langsam gequetscht wird. Dann findet nicht nur eine Flüssigkeitsbewegung in *B* statt, sondern es entstehen auch schnelle Oscillationen in *D*, die durch Unregelmäßigkeiten in der Muskelkontraktion veranlaßt sein sollen.

5. Die physikalischen Eigenschaften der Ohrresonatoren[1]).

Wir sehen zunächst von der Frage ab, ob die abgestimmten Gebilde im Ohre wirklich in den Radialfasern der Basilarmembran zu suchen sind, oder ob andere

[1]) In diesem Abschnitt folgen wir vielfach, teilweise wörtlich, der Arbeit von E. Meyer und E. Waetzmann: Über den Grad der Dämpfung der Ohrresonatoren. Naturwissenschaften Jg. 13, S. 268—271. 1925.

Gebilde da sind, denen man die Funktionen eines Resonatorenapparates mit größerer Berechtigung zuerteilen würde. Wir wollen vielmehr allgemein versuchen, unter der Annahme, daß irgendwelche abgestimmten Gebilde da sind, etwas über die physikalischen Eigenschaften dieser Resonatoren auszusagen. *Die Grundfrage ist die Frage nach der Resonanzschärfe, oder mit anderen Worten, nach dem Grade der Dämpfung.* Als Maß für die Dämpfung benutzen wir das logarithmische Dekrement $\Delta = \frac{1}{s} ln \varrho$, worin s die Zahl von Schwingungen (Abklingez*ahl*) ist, die der Resonator ausführt, während seine Amplitude auf den ϱten Teil ihres ursprünglichen Wertes herabsinkt. Gleiche Abklingezahl für verschieden abgestimmte Resonatoren bedeutet also gleiches logarithmisches Dekrement und damit gleiche Resonanzschärfe, während gleiche Abklingezeit geringere Dämpfung und damit größere Resonanzschärfe der höher abgestimmten Resonatoren gegenüber den tiefer abgestimmten bedeutet. Für die Theorie des Hörens ist schon die Frage nach den relativen Dämpfungswerten in den verschiedenen Höhenlagen von grundlegender Wichtigkeit. Es ist auch leichter, über die relativen Werte Aussagen zu machen als über die Absolutwerte. Diese Aussagen stützen sich in der Hauptsache auf 3 Gruppen von Beobachtungen. Die erste Gruppe umfaßt Beobachtungen an Schwebungen zwischen zwei gleichzeitig erklingenden Tönen (Interferenzschwebungen), die zweite Gruppe Beobachtungen über die eben merkliche Unterbrechungsdauer eines intermittierend angegebenen Tones (Unterbrechungsschwebungen) und die dritte Gruppe Beobachtungen über die Deutlichkeit schneller Triller zwischen zwei Tönen. Dazu kommen dann noch einige Beobachtungen anderer Art.

a) Interferenzschwebungen. Rücken zwei schwebende Töne (Schwingungszahlen p und q) sehr nahe aneinander, etwa auf Halbtonabstand oder näher, so hört man einen zwischen ihnen liegenden Ton, den sog. Zwischenton, und diesen schwebend. Nun hat F. Krueger[1]) als „charakteristischen Unterschied" der Höhenlagen gefunden, daß das Intervall, bei welchem die beiden Töne völlig zu einem Zwischenton verschmelzen, um so kleiner ist, je höher die Töne liegen. Das würde bedeuten, daß in den höheren Lagen die Resonanzschärfe größer ist als in den tieferen Lagen.

Rücken p und q weiter auseinander, so hört man zwei Töne, und man wird vom Standpunkte der Resonanztheorie aus die Annahme machen dürfen, daß dann zwei Töne zu hören sind, wenn die Resonanzkurve der Ohrresonatoren zwei deutlich ausgeprägte Maxima besitzt. Je größer die Resonanzschärfe, um so enger sind die Intervalle, bei denen die Teilung der Resonanzkurve eintritt. Karl L. Schaefer und Guttmann[2]) haben hierüber Beobachtungen angestellt, deren Resultate in der folgenden Tabelle zusammengestellt sind.

Schwingungszahl	90	150	300	400	600	800	1000	1200
Beginnende Unreinheit . .	11	7	5	6	7	7	8	9
Deutliche Unreinheit . . .	16	10	7	8	9	8	10	11
Beginnende Zweiheit . . .	20	16	10	10	13	11	14	14
Deutliche Zweiheit	25	23	13	11	14	14	16	18

Die Beobachtungen erstrecken sich über den Tonbereich von 90—1200 Schwingungen. Die in der Tabelle angegebenen Zahlen bedeuten die Differenzen der Schwingungszahlen der Primärtöne und sind Mittelwerte von vier verschiedenen Beobachtern. Die Zahlen zeigen aufs deutlichste, daß das Intervall, bei welchem p und q einzeln wahrnehmbar sind, in höheren Lagen viel enger als in tieferen ist.

[1]) Krueger, F.: Wundts Philos. Studien Bd. 16, S. 658. 1900.

[2]) Schaefer, Karl L. u. Guttmann: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 32, S. 87. 1903.

Auch hier ergibt sich also eine Abnahme der logarithmischen Dekremente mit wachsender Höhenlage, und zwar eine so starke Abnahme, daß die relativen Dämpfungswerte etwa dadurch charakterisiert werden könnten, daß nicht die Abklingezahl, sondern die Abklingezeit für alle Ohrresonatoren ungefähr die gleiche ist.

Auch aus den relativen Empfindungsstärken gleich schneller Interferenzschwebungen in verschiedenen Höhenlagen lassen sich Schlüsse auf den Grad der Dämpfung ziehen, wenn man die nicht unwahrscheinliche Voraussetzung macht, daß die Schwebungen unter sonst gleichen Bedingungen um so empfindungsstärker sind, je geringer die Resonanzschärfe der Ohrresonatoren ist. Entsprechende Beobachtungen C. Stumpfs[1]) deuten wiederum auf größere Resonanzschärfe in den höheren Tonlagen hin.

Die Größe der Grenzintervalle in den verschiedenen Höhenlagen, bei denen eben noch Schwebungen zu erkennen sind, kann ebenfalls zur Diskussion des Dämpfungsproblems herangezogen werden. Freilich tritt hierbei noch die weitere Schwierigkeit auf, daß vielleicht bei den hohen Tonlagen die Grenzen der Schnelligkeit nicht durch das Intervall, sondern durch die absolute Zahl der Schwebungen gegeben sind. Tatsache ist, daß die Grenzen des Intervalles mit wachsender Höhenlage immer enger werden, und auch dieses Resultat wäre mit der Annahme nach oben hin abnehmender Dekremente wohl vereinbar. Die Angabe Stumpfs[2]), daß in der dreigestrichenen Oktave etwa die große Terz, in der viergestrichenen die große Sekunde, in der fünfgestrichenen die kleine Sekunde das weiteste schwebende Intervall ist, könnte sogar wieder so gedeutet werden, daß die Abklingezeiten der Ohrresonatoren in den drei Oktaven die gleichen sind. Dagegen würden aus Versuchen A. M. Mayers[3]), die sich freilich auf tiefere Lagen als die eben erwähnten Stumpfschen Versuche beziehen, Dekremente zu entnehmen sein, die mit wachsender Höhenlage zwar auch abnehmen, jedoch in ungleich viel geringerem Maße. Hier wird Δ in dem Gebiet von 128—1024 Schwingungen nur um etwa 80% kleiner. Bei seinen Versuchen fragt Mayer nach dem engsten Intervall $p : q$ in den verschiedenen Höhenlagen, welches eben konsonant wird, d. h. dessen (von den Schwebungen herrührende) „Rauhigkeit" eben verschwindet.

b) *Unterbrechungsschwebungen.* Die Zahl der Schwebungen, bei welcher die Rauhigkeit eines Intervalles eben verschwindet, steht in einem gewissen inneren Zusammenhange mit der eben merklichen Unterbrechungsdauer eines Tones. Die Zahl der eben merklichen Unterbrechungsschwebungen für einen einzelnen Ton, wie sie A. M. Mayer gefunden hat, sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

Tonhöhe . . .	128	256	432	575	766	1024	1706
U	36	62	91	113	138	170	219
S	1,77	2,06	2,37	2,54	2,77	3,01	3,89

S bedeutet die Zahl von Schwingungen, die während der jedesmaligen Tondauer in das Ohr gelangen. Die Versuchsanordnung bringt es mit sich, daß der Ton hierbei nicht konstante (physikalische) Intensität hat, sondern erst an- und dann wieder abklingt. Rechnet man die physikalischen An- und Abklingezeiten mit zur Tondauer, so ist diese jedesmal gleich der darauffolgenden Unterbrechungsdauer. Mayer rechnet die Unterbrechungsdauer etwas anders, was

[1]) Stumpf, C.: Tonpsychologie Bd. II, S. 467.
[2]) Stumpf, C.: Tonpsychologie Bd. II, S. 464.
[3]) Mayer, A. M.: Philosoph. mag. Bd. 37, S. 259. 1894. Vgl. auch H. Hartridge: Journ. of psychol. Bd. 13, S. 185. 1921.

aber für unsere Betrachtungen nicht ins Gewicht fällt. Aus diesen Versuchen ergibt sich ebenfalls eine kleine Abnahme des Dekrementes nach oben hin [von 128—1024 Schwingungen um etwa 80%[1])], aber diese Abnahme ist doch so gering, daß sie sich der Annahme gleicher Abklingezahlen für die verschiedenen Ohrresonatoren unvergleichlich viel mehr nähert als der Annahme gleicher Abklingezeiten.

Daß die Zahlen für die eben noch merklichen Interferenzschwebungen und für die eben noch merklichen Unterbrechungsschwebungen in einer bestimmten Tonlage der Größenordnung nach immer die gleichen sind, scheint nicht wunderbar, *da dem Ohre in beiden Fällen etwas sehr Ähnliches dargeboten wird.* Eine andere Frage ist die, ob die Versuche wirklich beweisen, daß die Abklingezeiten der Ohrresonatoren nach oben hin angenähert im Verhältnis der eben merklichen Unterbrechungsdauern abnehmen. Wir werden nämlich sogleich Beobachtungen besprechen, die wieder den ziemlich gegenteiligen Schluß nahelegen, daß die Abklingezeiten für alle Ohrresonatoren etwa die gleichen sind. In jedem Falle sind weitere Versuche über die eben merkliche Unterbrechungsdauer, namentlich unter Variation der relativen Ton- bzw. Unterbrechungsdauern, dringend erwünscht.

c) *Triller.* Versuche von O. Abraham und Karl L. Schaefer[2]) sowie daran anknüpfende Versuche des Verfassers über die Deutlichkeit schneller Triller zwischen zwei Tönen ergaben das Resultat, daß in den verschiedenen Höhenlagen etwa gleich schnell getrillert werden kann, bevor der Triller verwaschen wird. Die Triller mit zwei Tönen werden etwa in der Weise erzeugt, daß in zwei Löcherkreisen einer Sirenenscheibe abwechselnd gleiche Strecken von Löchern verstopft und die beiden Kreise aus zwei Röhren gleichzeitig angeblasen werden. Die Rotationsgeschwindigkeit der Scheibe wird dann so weit gesteigert, bis der Triller nicht mehr deutlich als Triller, sondern als intermittierender Akkord gehört wird. Diese Grenze der Deutlichkeit des Trillers wird innerhalb eines weiten Tongebietes (Anfang der eingestrichenen bis Ende der dreigestrichenen Oktave) bei etwa 16 Doppelschlägen, also einer Dauer jedes der beiden Trillertöne von etwa 0,035 Sekunden erreicht. Daß die Zahl der Schläge bei einem eben noch deutlichen Triller in einer bestimmten Höhenlage viel geringer ist als die Zahl der eben noch merklichen Unterbrechungsschwebungen in der gleichen Höhenlage, ist verständlich, *weil die Einstellungskriterien in beiden Fällen ganz andere sind.* Bei der Festlegung der Grenze für die Unterbrechungsschwebungen wird auf völlige Gleichmäßigkeit der Tonempfindung eingestellt, bei der Festlegung der Trillergrenze dagegen nur darauf, daß die beiden Töne nicht mehr einzeln gehört werden, sondern als Akkord, aber immer noch als intermittierender Akkord erscheinen. Dagegen sind die beiden Beobachtungsergebnisse, daß einerseits in allen Höhenlagen gleich schnell getrillert werden kann, und daß andererseits die Zahl der Unterbrechungsschwebungen mit wachsender Höhenlage stark ansteigt, *auf Grund rein physikalischer Erwägungen* über die Abklingezeiten der Ohrresonatoren kaum miteinander vereinbar, denn die Trillerbeobachtungen weisen auf angenähert gleiche Abklingez*eiten*, die Unterbrechungsversuche auf angenähert gleiche Abklingez*ahlen* für alle Ohrresonatoren hin.

Es erscheint nicht ausgeschlossen, daß aus den Mayerschen Versuchen in erster Linie nicht Schlüsse auf die Abklingezeiten der Ohrresonatoren, sondern Schlüsse darauf zu ziehen sind, *bei welcher Zahl von Reizen pro Sekunde die zu den einzelnen Ohrresonatoren gehörenden Nerven der Reizschwankung nicht mehr zu folgen vermögen;* dann würden die Beobachtungen über die Grenzen der Schnellig-

[1]) Hartridge, H.: Journ. of psychol. Bd. 13, S. 185. 1921.

[2]) Abraham, O. u. Karl L. Schaefer: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 20. S. 408—416. 1899.

keit der Interferenz- und Unterbrechungsschwebungen aus der Diskussion des Dämpfungsproblems auszuscheiden haben.

Neben den besprochenen Beobachtungen, die sich auf die Dauer des Abklingens einer Tonempfindung beziehen, können auch die Anklingezeiten ein Maß für den Dämpfungsgrad der Ohrresonatoren geben. Jedoch erscheint es zu gewagt, aus dem bisher vorliegenden Material nach irgendeiner Richtung hin Schlüsse zu ziehen.

Barkhausen[1]) hat aus der Größe des Intervalles, bei welchem die Beeinflussung der „Hörbarkeit" eines Tones durch einen zweiten aufhört, Schlüsse auf den Wert der logarithmischen Dekremente der Ohrresonatoren gezogen und findet für die Schwingungszahlen 500 und 1500 gleiches logarithmisches Dekrement. Wegel und Lane[2]) dagegen kommen mit Hilfe von Überdeckungsversuchen zu dem Resultat, daß die Resonanzschärfe mit wachsender Höhenlage zunimmt. Erwähnt sei in diesem Zusammenhange noch eine Arbeit von D. Mackenzie[3]), in welcher zwecks Messung der relativen Empfindungsstärken zweier verschieden hoher Töne Trillerbeobachtungen angestellt werden.

Alles in allem reichen die bisher vorliegenden Beobachtungen noch nicht aus, um einigermaßen sichere Aussagen über die Dämpfungswerte der Ohrresonatoren machen zu können. Jedoch scheint mir eine erhebliche Abnahme der Dämpfungswerte, also eine erhebliche Zunahme der Resonanzschärfe mit wachsender Höhenlage wahrscheinlich, und zwar in der Richtung, daß die Abklingezeiten für alle Ohrresonatoren in dem mittleren Tonbereich etwa die gleichen sind. Vielleicht sind aber weder die Abklingezeiten noch die Abklingezahlen (Helmholtz) die gleichen, sondern die Wahrheit liegt mehr in der Mitte.

Jetzt wenden wir uns der speziellen Annahme zu, daß die Ohrresonatoren durch die Radialfasern der Basilarmembran gebildet werden. Der Bau der Radialfasern und der mit ihnen zu einem Schwingungssystem verbundenen Anhangsgebilde spricht für die Annahme, daß die Querzonen der Basilarmembran nur als Ganzes und nicht in Teilen zu schwingen vermögen. Andernfalls müßte jeder einfache Ton auch diejenigen Radialfasern erregen, auf denen er unter der Bildung von Knotenpunkten als partieller Eigenton erscheinen könnte, woraus — wenigstens wenn allen Nervenfasern spezifische Energie in dem Helmholtzschen Sinne zugeschrieben wird — folgen würde, daß jeder physikalisch einfache Ton (Sinusschwingung) in der Empfindung noch von einer Reihe von Untertönen begleitet sein müßte. H. Riemann operiert z. B. mit diesen Untertönen, jedoch haben sie sich nie nachweisen lassen. Auch Ebbinghaus[4]) hat die unwahrscheinliche Annahme gemacht, daß sich die Radialfasern nach Art einer schwingenden Saite unterteilen können, um mit Hilfe dieser Hypothese die Entstehung der Kombinationstöne verständlich zu machen. Seine an sich nicht sehr glückliche Argumentation ist durch neuere Fortschritte in der Erforschung der Kombinationstöne überholt. Das gleiche gilt von Zusatzhypothesen, die W. Wundt[5]) und L. Hermann[6]) zur Resonanztheorie gemacht haben, um die Kombinationstöne bzw. Intermittenztöne zu erklären.

Die vom Verf. begründete Annahme über die stärkere Dämpfung der tiefer abgestimmten Ohrresonatoren gegenüber den höher abgestimmten findet nachträglich vielleicht auch eine anatomisch-physiologische Stütze auf Grund der

---

[1]) Barkhausen, H.: Physikal. Zeitschr. Bd. 25, S. 537. 1924.
[2]) Wegel u. Lane: Physical review Bd. 23, S. 266. 1924.
[3]) Mackenzie, D.: Physical review Bd. 20, S. 331. 1922.
[4]) Ebbinghaus, H.: Grundzüge der Psychologie Bd. I, S. 317ff. Leipzig 1902.
[5]) Wundt, W.: Philos. Studien Bd. 8, S. 641. 1893.
[6]) Hermann, L.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 49, S. 499. 1891.

Luxschen Vorstellungen über die Schwingungen der Labyrinthflüssigkeit. Da das kommunizierende Rohr (Scala vestibuli und Scala tympani) spiralig aufgewickelt ist und außerdem nach der Spitze hin, wo die tief abgestimmten Fasern liegen, an Querschnitt bedeutend abnimmt, scheint ein Anwachsen der Dämpfung der Flüssigkeitssäulen in dieser Richtung durchaus verständlich. Die Annahmen des Verfassers über die Dämpfungsverhältnisse der Ohrresonatoren geben auch ein physiologisches Äquivalent dafür, daß hohe Töne scharf, spitz, dünn erscheinen (schmale Erregungszonen auf der Basilarmembran), tiefe dagegen dumpf, breit und massig (breite Erregungszonen). Erwähnt sei, daß von physiologischer Seite[1]) die Helmholtzschen Annahmen über die Schwingungen der Basilarmembran direkt aus dem Grunde abgelehnt worden sind, weil sie — unter Zugrundelegung gleicher Resonanzschärfe in allen Tonlagen — die verschiedene „Breite" der Tonempfindungen nicht verständlich zu machen vermögen.

Als Beweis für das Vorhandensein irgendwelcher Ohrresonatoren beschreibt H. Hartridge[2]) folgende Beobachtung: Die Phase eines Tones (der von einer Sirene nach de la Tour geliefert wird) läßt sich plötzlich umkehren, d. h. es kann ein Phasensprung von der Größe π hergestellt werden. Die Schwingungen der zugehörigen Ohrresonatoren müssen dann zunächst abklingen, um gleich darauf wieder anzuklingen. Tatsächlich erleide der gehörte Ton in dem Momente der Phasenumkehr eine starke Verminderung seiner Intensität und steige dann wieder zur ursprünglichen (oder einer noch größeren) Stärke an.

Aus den großen Unterschieden in der Empfindlichkeit des Ohres gegenüber Tönen verschiedener Höhe hat M. Wien[3]) ein sehr ernstes Bedenken gegen die Resonanztheorie hergeleitet. Er berechnet auf Grund der Helmholtzschen Annahmen über den Grad der Dämpfung der Ohrresonatoren, daß hoch abgestimmte Radialfasern auf ganz tiefe Töne mit etwa nur 30mal kleinerer Amplitude mitschwingen müßten, als sie auf gleich starke Töne von ihrer Eigenperiode mitschwingen. Daraus würde folgen, daß tiefe Töne schon bei viel geringerer Intensität, als es tatsächlich der Fall ist, hörbar werden müßten. Abgesehen davon, daß die der Wienschen Berechnung zugrunde liegenden Annahmen über die Kraftübertragung vom Außenraum nach dem Labyrinth den tatsächlichen Verhältnissen kaum gerecht werden dürften, scheinen die S. 675 besprochenen Vorstellungen (O. Fischer) über die Energieübertragung von der Basilarmembran auf die Hörhaare geeignet, das Wiensche Bedenken zu beseitigen. Eine im wesentlichen zu dem gleichen Zwecke von A. L. Bernoulli[4]) gemachte Hypothese, deren Begründung und Vorteile mir aber nicht einleuchten, nimmt an, daß im Ohre sogar zwei — eng miteinander gekoppelte — Resonatorensysteme vorhanden seien. Das eine System wird von den Radialfasern der Basilarmembran gebildet, das zweite von den darübergelagerten Cortischen Bögen. Die Eigenperiode jedes Cortischen Bogens soll mit derjenigen der unter ihm liegenden Querzone der Basilarmembran übereinstimmen, seine Dämpfung aber eine sehr viel größere sein.

6. Zusammenfassung.

Die Resonanztheorie gibt uns nicht nur eine elegante und wirklich physikalische Erklärung für die qualitative Fähigkeit des menschlichen Ohres zur Klanganalyse, sondern sie vermag auch den sonstigen Tatsachen des Hörens

[1]) Lehmann, O.: Folia neurobiol. Bd. 4, S. 116. 1910.
[2]) Hartridge, H.: Brit. journ. of psychol. Bd. 12, 2, S. 142—146. 1921; Nature Bd. 107 S. 204. 1921.
[3]) Wien, M.: Festschrift für Wüllner, S. 28. Leipzig 1905.
[4]) Bernoulli, A. L.: Physikal. Zeitschr. Bd. 11, S. 649. 1910.

im allgemeinen in befriedigender Weise gerecht zu werden. Die Einflußlosigkeit der Phase auf die Klangfarbe, die Schwebungen zwischen benachbarten Tönen, die Intermittenz- und Kombinationstöne ordnen sich der Resonanztheorie gut unter (vgl. den Artikel „Ton, Klang und sekundäre Klangerscheinungen" in diesem Bande). Ebenso lassen sich pathologische Hörstörungen vom Standpunkt der Resonanztheorie aus in den meisten Fällen gut begreifen. Ein sehr ernst zu nehmender Einwand ist der namentlich von Max Meyer erhobene, der sich auf die Intensität der aus einem Klange herausgehörten Teiltöne bezieht. Über diese Frage sind neuerdings Versuche von Margarete Eberhardt[1]) angestellt worden, die ergaben, daß „eine Klangkomponente der Regel nach nur zum Teil — und zwar häufig nur zum geringeren Teil — herausgehört wird." Im allgemeinen bleibt neben dem, was man aus einem Klange heraushört, eine nicht analysierte Klangmasse übrig. Es liegt die Annahme nahe, daß derjenige Energiebetrag, über den das subjektive Heraushören des Teiltones keine Auskunft gibt, an der Bildung dieser Klangmasse teilnimmt und ihre Färbung mitbestimmt, zumal durch Versuche festgestellt ist, daß ein bis zur Unhörbarkeit geschwächter Teilton noch die Farbe des Klanges beeinflußt. Es drängt sich nun die Frage auf, ob es dann nicht eine „unnötige Komplikation der physiologischen Hörtheorie bedeutet, wenn man mit Helmholtz eine periphere Zerfällung der komplexen Schallwelle in ihre Komponenten annimmt (Schneckenklaviatur), da doch diese Zerfällung im zentralen Gebiet je nach den Umständen teilweise oder ganz wieder aufgehoben sein soll." Mir scheint aber die Tatsache, daß überhaupt eine Analyse möglich ist und vielfach stattfindet, die primäre und wichtigere zu sein, und sie läßt sich naturwissenschaftlich eben nur unter der Annahme einer peripheren Zerlegung mittels Resonanz begreifen. Die Annahme, daß die in der Schnecke stattfindende Zerlegung in Komponenten im Zentralorgan teilweise wieder rückgängig gemacht wird, läßt sich dann freilich kaum umgehen und bedeutet eine unphysikalische und deshalb sehr unsympathische Zusatzhypothese zur Resonanztheorie des Hörens. Jedoch scheint mir die Tatsache, daß wir zur Zeit in diesem einen Falle zur „Erklärung" auf zentrale Vorgänge zurückgreifen müssen, nicht hinreichend, um eine Ablehnung der Resonanztheorie in Bausch und Bogen zu rechtfertigen. C. Stumpf[2]) äußert über die innere Berechtigung der Resonanztheorie folgendes: „Hiernach betrachte ich die Fähigkeit des Menschen, mehrere Töne gleichzeitig zu hören, als einen Beweis für eine anatomisch-physiologische Zerlegung des tonerzeugenden Prozesses und diese Zerlegung selbst nicht als eine bloße Hypothese, sondern als eine Forderung der Theorie." Solange nicht die Unmöglichkeit der Resonanztheorie des Hörens erwiesen ist, oder solange man nichts Besseres an ihre Stelle setzen kann, sollte man unbedingt an ihr festhalten. *Wirklich schlagende Bedenken gegen sie bestehen zur Zeit nicht.*

Die historische Entwicklung der Hörtheorien, speziell der Resonanztheorie, ist unlängst von A. Kreidl[3]) dargestellt worden. Interessant ist, daß nicht nur die Resonanztheorie, sondern auch die Schallbildertheorie (s. S. 695) ihre Vorläufer gehabt hat. So heißt es in dem Lehrbuch der Physiologie von F. Arnold[4]): „Die dem Hörnerven zugeführten Einwirkungen vibrierender Körper erzeugen im Labyrinth ein dem Lebenszustande dieses Nerven und dem

[1]) Eberhardt, M.: Über die phänomenale Höhe und Stärke von Teiltönen. Psychol. Forsch., Zeitschr. f. Psychol. u. ihre Grenzwiss. Bd. 2, H. 3/4, S. 346—367. 1922.

[2]) Stumpf, C.: Tonpsychologie Bd. II, S. 88.

[3]) Kreidl, A.: Zur Geschichte der Hörtheorien. Extrait des Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 7, S. 502—509. 1922.

[4]) Zitiert nach A. Kreidl.

äußeren Gegenstand entsprechendes Bild, das *Schallbild*, welches in seiner Totalität und in seinen Einzelheiten durch den Hörnerven zum Hirn geleitet und im Bewußtsein aufgenommen wird, wodurch erst eine bestimmte Gehörsempfindung entsteht."

III. Hörtheorien, die nicht auf Resonanz beruhen.

1. Grundsätzliche Feststellungen.

Die überragende Stellung, welche die Resonanztheorie unter den Hörtheorien einnimmt, beruht darauf, daß wir schlechterdings *keine andere physikalische Methode der Klangzerlegung kennen als die durch Resonanz.* Jede nicht auf Resonanz beruhende Theorie muß demnach zur Zeit darauf verzichten, die Klanganalyse physikalisch verständlich zu machen. Wenn also zur Empfehlung anderer Theorien des öfteren ins Feld geführt wird, daß sie mathematisch und physikalisch zwar „noch nicht" so gut durchgebildet seien wie die Resonanztheorie, daß man aber eine ähnlich gute Durchbildung von der Zukunft erwarten dürfe, so wird jedenfalls der Physiker solchen Versicherungen sehr skeptisch gegenüberstehen. Gewiß ist es möglich, daß uns neue Erkenntnisse eines Tages dazu zwingen werden, die Resonanztheorie aufzugeben, und daß sie vielleicht sogar zu einer durchaus „zentralen" Theorie führen werden. Das würde aber nichts anderes bedeuten, als daß uns ein Gebiet, das wir im wesentlichen schon physikalisch geklärt glaubten, wieder dunkel wird. Vielleicht werden wir dann freilich einsehen, daß der Versuch einer physikalischen Hörtheorie überhaupt zu plump war, als daß sich eine solche auf die Dauer hätte halten können. Vorläufig muß aber an der Forderung einer physikalisch begründeten Hörtheorie festgehalten werden, es muß also für den Fall der Ablehnung der Resonanztheorie verlangt werden, daß uns eine andere physikalisch mögliche Zerlegung einer Klangwelle, als die gemäß dem Fourierschen Satz erfolgende, aufgezeigt wird. In dieser Beziehung sind aber noch keine wesentlichen Fortschritte erzielt worden.

Wir können uns bei der Darstellung der nicht auf Resonanz beruhenden Theorien verhältnismäßig kurz fassen, weil eine indirekte Kritik derselben schon in den früheren Ausführungen enthalten ist, und weil sie im allgemeinen noch nicht gründlich durchgearbeitet sind. Auch fehlt vielfach die wünschenswerte Klarheit in den Vorstellungen und Behauptungen, so daß es schlechterdings nicht möglich ist, eine einwandfreie Darstellung auch in Einzelheiten zu geben.

2. Die Theorie von C. H. Hurst[1]).

Den Ausgangspunkt dieser Theorie bilden Versuche Kohlrauschs[2]), nach denen in einem großen Teil der Tonskala schon zwei Schwingungen für das Zustandekommen einer Tonempfindung genügen. Hurst glaubt, daß mit dieser Tatsache ein „Anklingen" der Tonempfindung, wie es die Resonanztheorie erfordert, nicht verträglich sei und stellt deshalb eine neue Theorie auf, in der vor allem eine Begründung dafür gesucht wird, daß zwar *durch eine einzige Schwingung noch keine Tonempfindung ausgelöst werden kann, wohl aber durch zwei Schwingungen.* Ohne auf Einzelheiten einzugehen, wollen wir hier nur bemerken, daß die Resultate Kohlrauschs und anderer Autoren[3]), die sich mit der Frage der

[1]) Hurst, C. H.: Eine neue Hörtheorie. Proc. a. Transact. of the Liverpool biol. soc. Bd. 9, S. 321—353. 1894/95.

[2]) Kohlrausch, W.: Wiedemanns Ann. d. Phys. Bd. 10, S. 1—13. 1880.

[3]) Abraham, O. u. L. Brühl: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 18, S. 177—217. 1898.

Abhängigkeit der Tonempfindung von der Reizdauer beschäftigt haben, auch vom Boden der Resonanztheorie aus verständlich erscheinen (vgl. den Artikel „Ton, Klang und sekundäre Klangerscheingen").

Der Weg, den HURST bei dem Aufbau seiner Theorie geht, ist durch eine sehr klare Fragestellung vorgezeichnet. Es werden zunächst die Bewegungsvorgänge in der Schnecke bei einer einzigen Hin- und Herbewegung des Steigbügels untersucht, sodann bei zwei und endlich bei einer größeren Zahl von Hin- und Herbewegungen. Wesentlich für die Theorie ist noch, daß nach HURST die Membrana tectoria auf den Haarzellen fest aufliegt, und daß deshalb die Möglichkeit einer Reizung der Haarzellen durch Schwingungen der Basilarmembran bestritten wird, weil sich hierbei das CORTIsche Organ einschließlich der Membrana tectoria als Ganzes bewege.

Wenn sich der Steigbügel einwärts bewegt, wird die Basilarmembran an der Basis der Schnecke nach der Seite der Scala tympani hin ausgebuchtet. Das Vorhandensein der REISSNERschen Membran wird dabei, wie üblich, zunächst vernachlässigt, weil sie als sehr leicht nachgiebig gedacht wird. Nebenbei bemerkt könnte man fragen, was dann die REISSNERsche Membran überhaupt für einen Zweck hat. Und die Antwort könnte lauten, daß die Labyrinthflüssigkeit bei ihrer Bewegung längs der Scala vestibuli ohne das Vorhandensein der REISSNERschen Membran an der unregelmäßig gestalteten Oberfläche des CORTIschen Organs entlangströmen müßte und dabei nicht nur starken Widerstand finden würde, sondern auch das CORTIsche Organ in unkontrollierbarer Weise beeinflussen, vielleicht sogar schädigen könnte. Infolge der der Basilarmembran zugeschriebenen Spannung werden bei ihrer Ausbuchtung elastische Kräfte geweckt, die der Ausbuchtung widerstreben, und deshalb — schließt HURST — wird die nach der Scala tympani hin gerichtete Ausbuchtung während der Dauer der positiven Beschleunigung des Stapes längs der Basilarmembran nach der Kuppel der Schnecke zu fortschreiten. Während des zweiten Teiles der Einwärtsbewegung des Stapes, d. h. während seiner Rückkehr in die Ausgangsstellung, wird das zuerst ausgebuchtete Stück der Basilarmembran anfangen, in seine Ruhelage zurückzukehren, weil durch die Rückwärtsbewegung des Stapes für die vorher verdrängte Flüssigkeitsmenge wieder Platz geschafft wird. Leider ist aus der HURSTschen Darstellung nicht mit voller Sicherheit zu ersehen, wie er sich die Bewegung des Steigbügels im einzelnen vorstellt. Ich habe deshalb für die Darstellung der Ausbuchtung der Basilarmembran eine Form gewählt, die mir noch die einleuchtendste zu sein scheint, wenn sie von der HURSTschen Auffassung auch etwas abweicht. Die Auswärtsbewegung des Steigbügels (zweite Hälfte einer ganzen Schwingungsperiode) wird an der Basilarmembran einen Effekt in entgegengesetzter Richtung hervorrufen, so daß sich im Moment der Vollendung eines Hin- und Herganges (Einwärts- und Auswärtsbewegung) des Steigbügels für den Längsschnitt senkrecht zur Basilarmembran ein Bild nach Abb. 144 ergibt. Es hat sich eine Art Welle von der Form *ABCDE* ausgebildet. *A* ist der Anfang der Basilarmembran an der Basis der Schnecke. Die Pfeile geben ihre Bewegungsrichtung in dem betrachteten Momente an. Es ist zunächst die durch den Steigbügel verursachte Bewegung der Flüssigkeit durch die Elastizität der Membran gehemmt worden, und dann wird die elastische Kraft der Membran wieder verbraucht, um die Flüssigkeit zu bewegen. Die Bewegungs-

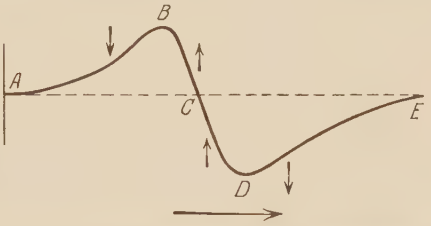


Abb. 144. Wellenverlauf in der Schnecke.

richtungen der Flüssigkeit in dem betrachteten Momente werden durch die Pfeile in Abb. 145 (nach Hurst) angezeigt. Eine derartige Flüssigkeitsbewegung würde nun eine Fortbewegung der Welle *ABCDE* längs der Basilarmembran (in den Abbildungen nach rechts) veranlassen. Hurst stellt sich das Fortschreiten der Welle also so vor, daß ein ständiger Austausch zwischen der potentiellen Energie der Basilarmembran und der kinetischen Energie der Flüssigkeit stattfindet. Berücksichtigt man aber die geringe Kompressibilität der Flüssigkeit und die dadurch bedingte Dämpfung einer Eigenschwingung der Membran, so ist anzunehmen, daß sich eine derartige längs der Basilarmembran fortschreitende Welle sehr schnell tot läuft. Das Fortschreiten der Welle bei Hurst bis zur Spitze der Schnecke und dann sogar weiter längs der Reissnerschen Membran zur Basis der Schnecke zurück, erinnert ein wenig an den Mann, der sich am eigenen Schopfe aus dem Sumpfe zieht. Da die häutige Schnecke in der Kuppel, am Helicotrema, „blind" endigt, stoßen hier die Basilarmembran und die Reissnersche Membran zusammen, und die Welle *ABCDE* soll ebenfalls von der Basilarmembran auf die Reissnersche übergehen und längs dieser zur Basis der Schnecke zurückkehren. Zur sachlichen Beurteilung der Wahrscheinlichkeit eines derartigen Wellenablaufes längs den Membranen sei auf die Ausführungen auf S. 678 verwiesen.

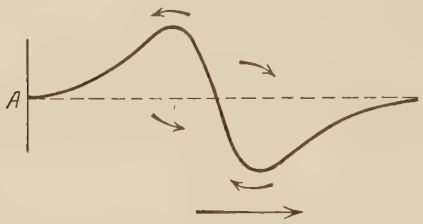


Abb. 145. Wellenverlauf in der Schnecke.

Da nach Hurst eine Reizung der Nervenendigungen durch eine Bewegung der Basilarmembran allein nicht hervorgerufen werden kann — und ebensowenig durch eine Bewegung der Reissnerschen Membran allein, da diese auch nur eine Verschiebung des gesamten Cortischen Organs ohne Relativbewegungen verursachen könnte — würde folgen, daß bei einer einmaligen Hin- und Herbewegung des Stapes eine Nervenreizung und damit eine Tonempfindung nicht zustande kommen kann. Folgt dagegen der erstmaligen Hin- und Herbewegung noch eine zweite, so läuft der ersten Welle eine zweite nach, und bei passendem Intervall in der Aufeinanderfolge wird die erste Welle ihren Rückweg in der Reissnerschen Membran zur Basis der Schnecke noch nicht vollendet haben, ehe die zweite ihren Hinweg zur Kuppel der Schnecke längs der Basilarmembran beginnt. Es begegnen sich also beide Wellen an irgendeiner Stelle der häutigen Schnecke, und zwar ist für jede Tonhöhe (Aufeinanderfolge der Wellen) eine bestimmte Stelle des Cortischen Organs als Treffpunkt charakterisiert. Je nach der gegenseitigen Phase, in der die beiden Wellen im Momente ihrer Begegnung stehen, wird der Abstand der Reissnerschen von der Basilarmembran an dieser Stelle größer, kleiner oder gleich ihrem Abstande im Ruhezustande sein. Trifft an der Begegnungsstelle gerade ein Berg der hinlaufenden mit einem Tal der rücklaufenden Welle zusammen, so soll dort eine Art Stauung der die Bewegungen der Membranen begleitenden Flüssigkeitsbewegungen in dem Ductus cochlearis und damit eine Reizung der Nervenendigungen stattfinden. *Die Hauptfrage Hursts, warum bei einer einzigen Hin- und Herbewegung des Stapes noch keine Tonempfindung zustande kommen kann, wohl aber bei zwei, ist damit beantwortet.* Erfolgt nun eine ganze Serie von Vibrationen des Steigbügels, so soll — bis auf gewisse Begleiterscheinungen bei sehr großer Intensität — nach wie vor nur die eine Stelle des Cortischen Organs gereizt werden, die durch die Höhe des Tones bestimmt ist. Mit Rücksicht darauf, daß die Hurstschen Bedenken gegen die Resonanztheorie, die ihn zur Aufstellung seiner Theorie veranlaßt haben,

durchaus nicht überzeugend sind, und mit Rücksicht auf die große Unwahrscheinlichkeit eines Wellenverlaufes in der Reissnerschen Membran, wie ihn Hurst annimmt, scheint es mir zur Zeit unfruchtbar zu sein, auf weitere Einzelheiten seiner Theorie einzugehen. Jedoch sei betont, daß das Studium der — allem Anschein nach recht wenig bekannten — Hurstschen Arbeit interessant und lehrreich ist, und daß einzelne seiner Gedanken für die Theorie des Hörens durchaus fruchtbar sind. Dem summarisch absprechenden Urteil Max Meyers[1]) über die Hurstsche Theorie vermag ich mich nicht anzuschließen. Meyer gibt auch selbst an, daß er Hursts Theorie nur aus einer Darstellung McKendricks kenne.

3. Die Theorien von P. Bonnier, E. ter Kuile und Max Meyer.

a) Bonnier[2]) stößt sich bei der Beurteilung der Helmholtzschen Theorie in erster Linie daran, daß sie dem Gehörapparat unter den Sinnesapparaten eine Ausnahmestellung einräume. Vom physiologischen Standpunkte aus müsse man annehmen, daß alle Teile des akustischen Endapparates in der Schnecke in gleicher Weise geeignet seien, jede Schwingung beliebiger Periodizität aufzunehmen, während Helmholtz gerade das Gegenteil behauptet. Ferner sei die übliche Annahme zu verwerfen, daß die Schallschwingungen ohne eine „Modifikation ihrer Natur" den perzipierenden Apparat erregen. Vielmehr werden die auftreffenden Schallschwingungen, bevor sie den Endapparat erreichen, in Bewegungen völlig anderer Art verwandelt. Dann könne der Endapparat aber auch nicht als Resonanzapparat angesprochen werden, sondern er sei *vergleichbar einem Registrierapparat*. Im einzelnen sind namentlich die rein physikalischen Auseinandersetzungen Bonniers sehr anfechtbar; seine Grundidee ist aber recht geistvoll, wenn sie auch, wie wir sehen werden, *am entscheidenden Punkte versagt*. Wir können uns deshalb darauf beschränken, in groben Zügen den Grundgedanken der Bonnierschen Theorie herauszuarbeiten und nur die Frage zu behandeln, wie der akustische Endapparat als Registrierapparat wirken *und analysieren* soll.

Die Bewegungen des Stapes werden mit den Bewegungen des an der Aufnahmemembran eines Registrierapparates befindlichen Schreibstiftes verglichen. Solange die Registriertrommel in Ruhe ist, wird von der Periode und der Form der die Aufnahmemembran und damit den Schreibstift in Bewegung setzenden Welle nichts erkannt. Nur Unterschiede in der Intensität der Schwingungen machen sich durch verschieden tiefes Eindringen des Stiftes in die Schreibfläche bemerkbar. Erst wenn die Registriertrommel in Bewegung versetzt wird, werden die Schwingungen des Schreibstiftes in eine Wellenlinie auseinandergezogen. Wenn sich die Bewegungsvorgänge in der Schnecke nur an der Basis abspielen würden, würde der Stapes seine Schwingungen immer auf die gleiche Stelle der häutigen Schnecke (an der Basis) einschreiben, und somit könnten wohl Unterschiede in der Stärke erkennbar werden, eine genaue Analyse der Steigbügelschwingungen wäre aber nicht denkbar. Nun sei aber die Basilarmembran einer biegsamen Brücke vergleichbar, die sich zwischen den Skalen hinzieht und nach der Kuppel der Schnecke zu immer nachgiebiger wird. Eine an der Basis erregte Oszillation wird also (nach Bonnier) längs der Basilarmembran zur Spitze der Schnecke hin ablaufen, und eine ganze Serie von Oszillationen wird Veranlassung zum Ablaufen eines Wellenzuges längs der Basilarmembran geben, der ein naturgetreues Bild der von außen auffallenden Welle ist.

[1]) Meyer, Max: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 81, S. 75. 1900.

[2]) Bonnier, Pierre: Über die Natur der Hörphänomene. Bull. scientif. de la France et de la Belg. Bd. 25, S. 367—397. 1893.

Die Basilarmembran entspricht also der rotierenden Schreibtrommel des Registrierapparates. Während bei Helmholtz die auffallende Superpositionswelle in der Schnecke in ihre Sinuskomponenten zerlegt wird, findet nach Bonnier keine Zerlegung statt, sondern es entsteht in der Basilarmembran wieder eine Superpositionsschwingung, nur daß sie räumlich auseinandergezogen ist. *Damit ist aber noch keine Analyse der Schwingungen gegeben.* Das Zustandekommen einer solchen hätte man sich etwa so vorzustellen, daß das Wellenbild durch die Nervenendigungen in seinen Höhenunterschieden gewissermaßen ausgemessen und dadurch analysiert wird, ähnlich wie mathematisch eine Kurve durch Ausmessen ihrer Ordinaten analysiert wird. Damit ist die Analyse aber wieder dem Zentralorgan zugeschrieben, und Bonnier bleibt uns den Beweis für seine Behauptung, daß die Analyse in der Schnecke ganz und gar mit der durch einen Registrierapparat bewirkten übereinstimme, schuldig, und muß ihn auch schuldig bleiben, weil ein Registrierapparat eben nicht analysiert.

Aus den Einzelheiten der Bonnierschen Theorie sei noch erwähnt, daß Nervenreizungen im wesentlichen nur durch Einwärtsbewegungen des Stapes bewirkt werden sollen, nicht aber durch Auswärtsbewegungen. Diese Annahme, die auch von anderen Autoren, wenn auch mit anderer Begründung, gemacht wird, würde z. B. für die Theorie der Kombinationstöne von Bedeutung sein.

Ferner soll während der Dauer einer halben Periode der Stapesbewegung ein um so längeres Stück der Basilarmembran ausgebuchtet werden, je stärker der Ton, also je größer die Amplitude der Einwärtsbewegung des Stapes ist. Und diese Verlängerung der eine halbe Schwingungsperiode abbildenden Ausbuchtung soll eine Vertiefung des Tones hervorrufen, in Übereinstimmung mit Beobachtungen Brocas[1]), nach denen allgemein mit zunehmender Intensität bei konstant gehaltener Schwingungszahl des tönenden Körpers die Höhe des empfundenen Tones abnimmt. So soll eine konstant tönende Stimmgabel, die mit einem Hörrohr abgehört wird, höher erscheinen, wenn das Hörrohr nicht auf die Stimmgabel, sondern nach einer anderen Richtung hin gerichtet wird. Ebenso soll von zwei genau gleichen und gleich stark schwingenden Gabeln, die sich in verschiedener Entfernung vom Ohre befinden, die leisere höher erscheinen. Musiker geben an, daß man beim Höherstimmen eines Saiteninstrumentes seine Intensität vergrößert, und die Geiger sollen hiervon beim Forte-Spielen Gebrauch machen. In Wirklichkeit dürfte die Sache so liegen, daß die hierbei in Betracht kommende geringe Verstimmung eine Intensitätsänderung nicht bewirkt, daß vielmehr beim kräftigen Spielen die Stimmung der Instrumente ein wenig erhöht werden muß, damit sie mit den übrigen, weniger kräftig gespielten, im Einklang bleiben. Bonnier[2]) fügt hinzu, daß das gleiche für die Blasinstrumente gelte, daß Trommeln und Pauken, deren Höhe nicht beliebig geändert werden kann, beim Forte-Spielen zu tief klingen, daß der Theaterdonner um so tiefer klinge, je stärker er sei, und daß beim wirklichen Donner das Gegenteil nur durch sekundäre Ursachen bedingt sei. Broca glaubt, daß analoge Erscheinungen auch auf dem Gebiete des Gesichtssinnes existieren, indem alle Farben bei geringer Intensität mit der Grauempfindung beginnen. Jedoch scheint dieser Vergleich nicht sehr glücklich, weil die Grauempfindung durch ganz andere Netzhautelemente vermittelt wird als die Farbenempfindung. Die Versuche sind etwas ausführlicher besprochen worden, weil Bonnier gerade in den Beobachtungen Brocas einen *schlagenden Beweis für die Unhaltbarkeit der Helm-*

[1]) Broca, André: Einfluß der Intensität auf die Höhe des Tones. Cpt. rend. hebdom. des séances et memoires de la soc. de biol. Bd. 4, S. 652—654. 1897.

[2]) Bonnier, P.: Cpt. rend. hebdom. des séances et memoires de la soc. de biol. Bd. 4, S. 678—681. 1897.

holtzschen und die Richtigkeit seiner eigenen Theorie sehen zu dürfen glaubt. Zunächst ist hierzu zu bemerken, daß schon lange vor Broca und Bonnier ähnliche Beobachtungen in großer Fülle[1]) gemacht worden sind, und ferner daß in zahlreichen Fällen auch eine Abhängigkeit der Tonhöhenempfindung von der Intensität im entgegengesetzten Sinne beobachtet worden ist. Eine allgemeine Regel für diese Abhängigkeit hat sich noch nicht aufstellen lassen.

b) E. ter Kuile[2]) geht in seiner Theorie von dem gleichen Grundgedanken wie Bonnier aus. Der maßgebende Vorgang ist ihm auch die Ausbuchtung der Basilarmembran durch eine Einwärtsbewegung des Stapes. Dabei wird im einzelnen auseinandergesetzt, daß in der Hauptsache die Zona pectinata für die Ausbuchtung in Frage komme. Sobald die Steigbügelplatte ihre Bewegung beginnt, entsteht eine geringe Ausbuchtung der Zona pectinata in unmittelbarer Nähe der Fenster (*a*, Abb. 146). Da hier die Spannung der Radialfasern eine relativ sehr große ist, setzen sie der Ausbuchtung einen sehr großen Widerstand entgegen, und deshalb wandert dieselbe — wie bei Hurst und Bonnier — nach der Kuppel der Schnecke hin, wo die Radialfasern länger werden und deshalb für das vom Steigbügel verschobene Lymphequantum leichter Platz geschafft wird. Solange die Einwärtsbewegung des Steigbügels andauert, werden immer neue Ausbuchtungen (kontinuierlich) bei *a* geschaffen. In dem Moment, in dem die Steigbügelplatte anfängt sich zurückzuziehen, soll die erste von *a* ausgegangene Ausbuchtung bis *c* gelangt sein, und bei *a* entstehen jetzt keine neuen Ausbuchtungen mehr. Die bis *c* gelangten Ausbuchtungen setzen während der Rückwärtsbewegung des Steigbügels ihre Wanderung längs der Zona pectinata zur Kuppel hin fort und sind bis *e* gelangt, wenn die Rückwärtsbewegung des Steigbügels beendet ist. Während dieser Rückwärtsbewegung wird die Ausbuchtung aber an ihrem der Basis der Schnecke zu gelegenen Ende ständig verkürzt, indem durch die Rückwärtsbewegung des Stapes hier neuer Platz für die Lymphe geschaffen wird. Es ist wohl ohne weiteres zu sehen, daß in dem Moment, wo die Ausbuchtung in *e* anlangt, ihre Ausdehnung in der Längsrichtung gerade wieder auf Null zusammengeschrumpft ist, so daß sich die Zona pectinata wieder in ihrem ursprünglichen, geradegestreckten Ruhezustande befindet. Der Punkt *e*, bis zu welchem die Ausbuchtungen sich überhaupt fortpflanzen können, wird also von der Zeit bestimmt, die zur Fortpflanzung der zuallererst gebildeten Ausbuchtung zur Verfügung steht, d. h. von der Periode des auftreffenden Tones. Ist die Schwingungszahl des Tones *n*, so pflanzen sich die Ausbuchtungen in $\frac{1}{n}$ Sekunde bis *c* fort. Fällt dagegen die höhere Oktave auf, ist die Schwingungszahl also $2n$, so wird nur die Strecke von *a* bis *c* erregt, denn in dem Moment, wo die Ausbuchtung bis *c* fortgeschritten ist, ist sie auch verschwunden, weil sich der Steigbügel bis zu seinem Ausgangspunkt zurückgezogen hat.

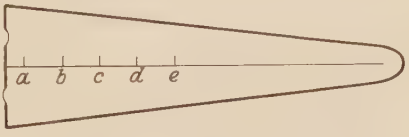


Abb. 146. Modell der Schnecke.

Die Annahmen ter Kuiles über die Entstehung der Ausbuchtung und ihr Fortschreiten während der Dauer einer Periode sind ähnliche wie die Hursts. Jedoch nimmt ter Kuile an, daß eine eigentliche *Auswärts*bewegung des Stapes (von der Ruhelage aus gerechnet) gar nicht stattfindet. Infolgedessen kommen

[1]) Stumpf, C.: Tonpsychologie Bd. I, S. 237 ff.

[2]) ter Kuile, Emile: Die richtige Bewegungsform der Membrana basilaris. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 79, S. 484—509. 1900.

bei ihm nur Ausbuchtungen nach der Seite der Scala tympani hin zustande, nicht aber nach der Seite der Scala vestibuli zu. *Es wäre sehr erwünscht, wenn von physiologischer Seite zunächst volle Klarheit und Sicherheit über die Bewegungen des Steigbügels geschaffen würde.* Nach Ablauf einer Periode ist die Ausbuchtung bei ter Kuile wieder verschwunden, während sie bei Bonnier bis zur Spitze der Schnecke läuft und bei Hurst sich sogar noch weiter bis in die Reissnersche Membran und längs dieser zurück zur Basis der Schnecke fortpflanzt.

Die Höhe des empfundenen Tones soll nun nach ter Kuile von der Länge der Strecke auf der Zona pectinata abhängen, über welche sich die Ausbuchtung fortpflanzt. Mit anderen Worten kann man das auch so ausdrücken, *daß sie von der spezifischen Energie der letzten, von der Ausbuchtung noch erreichten sensiblen Zelle bestimmt wird.* Von der Frequenz selbst soll die empfundene Tonhöhe nicht abhängen, was man wohl richtiger so ausdrücken würde, daß sie nur indirekt von ihr abhängt, indem die Frequenz ihrerseits die Länge der affizierten Strecke der Zona pectinata bestimmt. Allerdings soll das nur annähernd zutreffen, indem bei sehr starker Tonerregung die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Ausbuchtung etwas vergrößert und damit eine etwas längere Strecke erregt wird. Das bedeutet eine Vertiefung der Tonhöhenempfindung mit zunehmender Intensität (Broca-Bonnier).

Fallen gleichzeitig zwei Töne auf, so soll die Klanganalyse in folgender Weise geschehen: Der tiefere Ton erregt zwar eine ebenso lange Strecke, als wenn er allein vorhanden wäre, aber nicht mehr in der gewöhnlichen Verteilung der Intensität der Erregung über die ihm eigentümliche Strecke. In der Nähe der Basis überlagert sich ja der von ihm geschaffenen Ausbuchtung die dem höheren Tone entsprechende, und dadurch soll auch der höhere Ton noch genügend „markiert" sein. *„Neben dem tiefen Ton kann also, wenn auch auf diese Markierung die Aufmerksamkeit gelenkt wird, der hohe Ton gehört werden."*

Sucht man an Hand von Klangkurven die ter Kuileschen Vorstellungen nachzuprüfen und vor allem an praktischen Beispielen zu *präzisieren*, so wird sofort ersichtlich, daß mit den von ihm gemachten Andeutungen eine physikalisch befriedigende Vorstellung über das Zustandekommen der Klanganalyse nicht zu gewinnen ist. Also wieder ein Versagen der sonst sorgfältig und geistreich ausgearbeiteten Theorie an dem entscheidenden Punkte. Eine ausführlich begründete ablehnende Kritik der ter Kuileschen Theorie findet sich bei Max Meyer[1]). Allerdings möchte ich mich den Einzelheiten dieser Kritik nicht vorbehaltlos anschließen. Eine besonders unangenehme Konsequenz der Theorie ist nach Meyer die, daß schon bei einer einzigen Schwingung des Trommelfells und damit des Steigbügels eine Tonempfindung von bestimmter Höhe und bestimmter Stärke zustande kommen müßte.

c) Max Meyer[2]) geht in seiner Theorie ebenso wie Bonnier und ter Kuile von dem Grundgedanken einer kontinuierlichen Ausbuchtung des Cortischen Organs bei einer Einwärtsbewegung des Stapes aus. Nach Meyers eigenem Urteil[3]) stimmen Bonnier, ter Kuile und er selbst „in dem Grundprinzip ihrer Theorie so genau überein, daß man von einer Bonnier-ter Kuile-Meyerschen Theorie sprechen kann". Wir wollen hinzufügen, daß sich in der Theorie Hursts das gleiche „Grundprinzip" findet. Meyer hat die Probleme einer Hörtheorie wirklich klar erkannt und ausgesprochen und hat die notwendigen Konsequenzen aus der Ablehnung der Resonanztheorie gezogen, indem er in

[1]) Meyer, Max: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 81, S. 61—75. 1900.
[2]) Meyer, Max: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 16, 1898 u. Bd. 17. 1898. Ferner Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 78. 1899; Bd. 81. 1900; Bd. 153. 1913.
[3]) Meyer, Max: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 153, S. 370. 1913.

resoluter Weise den Versuch gemacht hat, die Fähigkeit des Ohres zur Klanganalyse auf einem anderen Wege als mit Hilfe von Resonanz zu erklären. Allerdings scheint mir sein Versuch nicht gelungen zu sein, denn es kommt gar nicht zu einer eigentlichen physikalischen *Begründung* für das Heraushören der Teiltöne, sondern es wird schließlich nur ein *Schema* zur Ablesung dessen gegeben, was man aus einem Zusammenklange angeblich heraushört, und zwar ein Schema, das mir unbrauchbar zu sein scheint.

Der grundlegende Unterschied zwischen den Max Meyerschen und den ter Kuileschen Annahmen ist folgender: Nach ter Kuile läuft die vom Steigbügel am Anfang der nachgiebigen Zwischenwand (Basilarmembran) hervorgerufene Ausbuchtung selbsttätig mit nicht unbeträchtlicher Geschwindigkeit längs der Basilarmembran fort. Nach Meyer ist dagegen wegen der Elastizitäts- und Dämpfungsverhältnisse die Fortpflanzungsgeschwindigkeit einer Ausbuchtung theoretisch als verschwindend klein anzusehen, es können nur erzwungene Schwingungen in der Schnecke auftreten, nicht aber freie Schwingungen. Während nach ter Kuile die Länge der von der Ausbuchtung durchlaufenen Strecke um so größer ist, je größer die Periode der Steigbügelbewegung, also je tiefer der Ton ist, hängt die Länge der ausgebuchteten Strecke bei Meyer von der Frequenz gar nicht ab, sondern nur von der Intensität. Bei geringer Einwärtsbewegung des Stapes erstreckt sich die Ausbuchtung nur auf die an der Basis der Schnecke gelegenen Partien der Membran. Dringt der Stapes noch tiefer ein, so kann die Länge der vorher ausgebuchteten Strecke nicht konstant bleiben, weil die Tiefe der Ausbuchtung (nach der Seite der Scala tympani hin) durch den mit wachsender Vertiefung — nach Meyer — enorm steigenden Widerstand der Zwischenwand begrenzt ist. Um für die vom Stapes neu verdrängte Flüssigkeitsmenge Platz zu schaffen, muß sich also die Ausbuchtung nach der Spitze der Schnecke hin ausbreiten. Bei der Rückwärtsbewegung des Stapes geht die Ausbuchtung, ähnlich wie bei ter Kuile, an der Basis der Schnecke beginnend, allmählich wieder zurück. *Die empfundene Tonhöhe wird bestimmt durch die Anzahl der Erschütterungen, die eine sensible Zelle in der Sekunde erfährt, und die empfundene Tonintensität durch die Anzahl der Zellen, die von dem Reiz getroffen werden.* Im einzelnen ergeben sich bei komplizierten Klängen aus dieser letzten Annahme große Schwierigkeiten.

Durch die Ausbreitung der Ausbuchtung bei Vergrößerung der Amplitude der Steigbügelschwingungen soll nun auch eine Art Zerlegung einer komplizierten Schwingung stattfinden, da bei jeder *Einzel*schwingung, je nach ihrer Amplitude, verschieden lange Strecken erregt werden. Die am Anfange des Cortischen Organs gelegenen Zellen werden also durch sämtliche in einer bestimmten Zeit T erfolgenden Schwingungen erregt werden, die auf einer weiteren Strecke gelegenen nur von den etwas stärkeren, in der Zeit T' stattfindenden Schwingungen und so fort. Hiernach kommt eine Regel für die Zerlegung zustande, die wir mit Meyer[1]) folgendermaßen aussprechen können: „Eine beliebige, die Steigbügelbewegung darstellende Welle wird vom Ohr so zerlegt, daß erstens die sämtlichen Hin- und Herbewegungen zur Wirkung kommen; daß zweitens gleichzeitig auch alle, die übrigbleiben, wenn man die kleinste Hin- und Herbewegung vernachlässigt, einen zweiten Ton bedingen; daß drittens auch alle, die übrigbleiben, wenn man auch die nächstkleinste Hin- und Herbewegung vernachlässigt, einen dritten Ton bedingen usw.“ Zur Erläuterung dieser Regel gibt Meyer das Bild einer aus zwei Sinusschwingungen von den relativen Schwingungszahlen 9 und 4 zusammengesetzten Kurve (Abb. 147) und sagt hierzu: „Wir

[1]) Meyer, Max: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 78, S. 359. 1899.

haben zunächst neun Hin- und Herbewegungen. Wir schneiden nun von jedem Wellenberge und Wellental ein gleich hohes Stück ab. Dabei verschwinden die fünf kleinsten Hin- und Herbewegungen, die sämtlich von gleicher Höhe sind, und eine Kurve von nur vier Hin- und Herbewegungen bleibt übrig. Wir schneiden wiederum von jedem Wellenberge und Wellental ein gleich hohes Stück ab. Dabei verschwinden drei Hin- und Herbewegungen, die von gleicher Größe sind, und nur eine einzige bleibt übrig. Wir müßten also in diesem Falle nach meinem Gesetz die drei Töne 9, 4 und 1 hören." Der Ton 1 würde der Differenzton zweiter Ordnung sein.

Beim Betrachten der Abb. 147 fällt vor allem ins Auge, daß die neun und die vier (senkrecht schraffierten) „Hin- und Herbewegungen", die das Ohr als Töne von der betreffenden Frequenz auffassen soll, von einer derartigen Verschiedenheit sind, daß man sich unter diesem Heraushören nicht viel vorstellen kann.

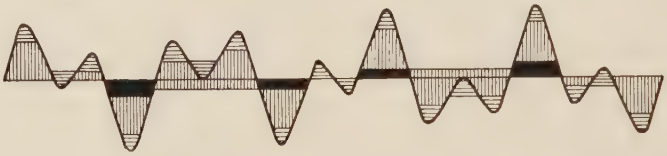


Abb. 147. Zerlegung einer Klangkurve nach Meyer.

Selbst die Zeitabschnitte, in welchen die einzelnen Hin- und Herbewegungen aufeinanderfolgen, sind verschiedene. Hierüber äußert sich Meyer[1]) selbst gelegentlich folgendermaßen: „Freilich erkennen wir, wenn wir uns meiner oben erwähnten vollkommeneren geometrischen Darstellungsmethode bedienen, daß die Erschütterungen nicht in ganz regelmäßigen Zeitabschnitten aufeinanderfolgen. Wir müssen daher annehmen, daß derselbe Ton gehört wird, wenn die Erschütterungen in etwas unregelmäßigen, als wenn sie in ganz regelmäßigen Intervallen erfolgen. Dies ist jedoch keine willkürliche Annahme, keine Hilfshypothese, sondern eine Annahme, zu der uns beobachtbare Tatsachen zwingen. Man kann nämlich mit Hilfe einer Sirene leicht feststellen, daß in der Tat derselbe Ton gehört wird, wenn die Aufeinanderfolge etwas unregelmäßig ist, wenn nur die Unregelmäßigkeit eine gewisse Grenze nicht überschreitet." In den Worten „etwas" und „nicht ganz" scheint mir einer der sehr dunklen Punkte des Meyerschen Schemas verborgen zu sein[2]). Denken wir uns z. B. das Bild einer Quinte (300 : 200) bei gleichen Amplituden der Primärtöne und mit der anfänglichen Phasendifferenz Null gezeichnet, so treten Unterschiede in der Dauer der Hin- und Herbewegungen im Verhältnis 1 : 2 auf. Für das Heraushören des Tones 300 würden nicht regelmäßige Einzelschwingungen von je $^1/_{300}$ Sek. Dauer zur Verfügung stehen, sondern „etwas" unregelmäßige, indem immer zwei Schwingungen von je $^2/_{500}$ Sek. Dauer mit einer Schwingung von $^1/_{500}$ Sek. Dauer abwechseln! Bei dem Versuch, das Meyersche Schema im einzelnen anzuwenden, ergeben sich so viele Schwierigkeiten, daß wir es ablehnen müssen. Auch in bezug auf die Frage der Intensität der Teiltöne, die doch Meyer in den Mittelpunkt seines Kampfes gegen die Resonanztheorie gestellt hat (s. S. 671), leistet sein Zerlegungsschema durchaus nicht das, was man verlangen müßte, wenn es mit der Zerlegung durch Resonanz in Konkurrenz treten sollte.

Die Theorien von Hurst, Bonnier, ter Kuile und Meyer sind namentlich dadurch bedeutsam, daß sie die Bewegungsvorgänge im Labyrinthwasser im einzelnen

[1]) Meyer, Max: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 81, S. 70. 1900.
[2]) Waetzmann, E.: Physikal. Zeitschr. Bd. 12, S. 231. 1911 u. Bd. 18, S. 566. 1917.

aufzuklären suchen, ein auch für die Fortbildung der Resonanztheorie unbedingt notwendiges Unternehmen. Es entspricht also nicht den Tatsachen, wenn in ABDERHALDENS Handbuch (Abt. V, Teil 7, H. 1, S. 187 ff.) die Sachlage so dargestellt wird, als würden dort die ersten Anfänge einer Theorie, welche die Verteilung der Bewegung im Labyrinthwasser berücksichtigt, gegeben. Vielmehr findet man bei HURST, E. TER KUILE und MAX MEYER schon eine viel weiter gehende Berücksichtigung dieser Probleme als in dem genannten Handbuch. Auf S. 10ff. haben wir besprochen, warum diese Versuche noch nicht zu einem klaren einheitlichen Bilde haben führen können. Es sind zunächst noch gewisse Grundfragen physiologischer und physikalischer Art zu klären.

Auf eine Arbeit B. BOCCIS[1]), welche sich mit der Morphologie des CORTIschen Organs beschäftigt, sei hier nur verwiesen.

4. Die Schallbildertheorie von EWALD[2]).

Die Arbeiten EWALDS gehen, wie alle Hörtheorien seit HELMHOLTZ, von einer Kritik der Resonanztheorie aus. Es werden hierbei besonders solche Punkte hervorgehoben, die nach EWALD auf dem Boden der neuen Theorie verständlicher erscheinen als vom Standpunkte der Resonanztheorie aus, so das Zustandekommen der Intermittenz- und Differenztöne, der Unterschied zwischen Ton und Geräusch, der Unterschied zwischen Konsonanz und Dissonanz und die schon von E. MACH[3]) betonte Tatsache, daß wir die Töne ihrer Höhe nach in eine Reihe einordnen. Der Haupteinwand ist wieder der, daß vom physiologischen Standpunkte aus die Basilarmembran nicht gut als ein System abgestimmter Resonatoren aufgefaßt werden könne.

In positiver Beziehung ist der Grundgedanke der, daß *die Basilarmembran* bei Erregung durch einen Ton nicht in einer auf ihn abgestimmten, einzelnen, engbegrenzten *Quer*zone mitschwingt, sondern *in ihrer ganzen Längsausdehnung in Schwingungen versetzt wird, wobei sie sich in eine Reihe stehender Wellen unterteilt.* Je nach der Höhe des Tones ist die Länge dieser Wellen verschieden. Die tiefsten Töne erzeugen stehende Wellen, deren (querliegende) Knotenlinien den größten Abstand voneinander haben. Rechnet man, daß sich bei dem tiefsten hörbaren Ton von etwa 16 Schwingungen pro Sekunde Knotenlinien nur an den Enden der etwa 34 mm langen Membran ausbilden, daß also die gesamte Membranlänge gleich einer halben Wellenlänge ist, so entfallen bei einem Ton von 16 000 Schwingungen pro Sekunde auf 1 mm Länge der Membran etwa 30 Halbwellen. Jeder Ton erzeugt also als „Zeichen" eine Reihe stehender Wellen auf der Grundmembran, und das so entstehende „*Schallbild*" soll durch Vermittlung der Acusticusfasern im Gehirn die Empfindung des betreffenden Tones hervorrufen. Ein großer Vorzug dieser Anschauung ist der, daß sie das Prinzip der spezifischen Sinnesenergien in der engen HELMHOLTZschen Fassung nicht braucht.

Da die Nervenfasern nicht nur an den Stellen der maximalen Amplituden der stehenden Wellen erregt werden sollen, sondern auch — mit abnehmender Stärke — zu beiden Seiten dieser Erregungsmaxima in der ganzen Ausdehnung des Bauches, so setzen sich tiefe Töne aus längeren Erregungsstrecken, hohe dagegen aus kürzeren zusammen. Somit sind räumliche Unterschiede der Schallbilder, welche der Empfindung der verschieden hohen Töne zugrunde liegen, vorhanden, und damit soll die Einordnung der Töne in eine Reihe ohne weiteres

[1]) BOCCI, B.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 150, S. 111—127. 1913.

[2]) EWALD, J. RICH.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 76, S. 147—188. 1899; Bd. 93, S. 485—500. 1903; Bd. 131, S. 188—198. 1910. Vollständiges Literaturverzeichnis bei A. BETHE: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 193, S. 109. 1922.

[3]) MACH, E.: Zur Theorie des Gehörorgans. Prag 1872.

verständlich sein, während sie — nach Ewald — auf dem Boden der Resonanztheorie unverständlich bleibt, da hier die räumliche Anordnung der Resonatoren keinen Einfluß auf die Empfindung haben kann. Diese Annahmen treffen aber nur dann zu, wenn man — mit Helmholtz — gleiche Abstimmschärfe für alle Ohrresonatoren annimmt. Dagegen ergeben sich aus der Hypothese des Verfassers über die Dämpfung der Ohrresonatoren auch in der Resonanztheorie für verschieden hohe Töne verschieden breite Erregungszonen auf der Basilarmembran, und zwar im gleichen Sinne wie bei Ewald: zunehmende Breite der Erregungszone mit abnehmender Tonhöhe[1]). Auf die Frage, ob die räumlichen Unterschiede wirklich die Einordnung der Töne in eine Reihe verständlich machen, haben wir hier nicht einzugehen.

Treffen *zwei* Töne auf das Ohr, so setzen sich die beiden den Einzeltönen entsprechenden Schallbilder zu einem neuen, gemeinsamen zusammen, das jetzt als Ganzes die Empfindung des betreffenden Klanges vermitteln muß. Damit wird die Zerlegung des Klanges in Partialtöne wieder dem Zentralorgan zugeschrieben, *und es bleibt vor allem unverständlich, daß die Klangempfindung von der gegenseitigen Phase der Partialtöne unabhängig ist.* Ewald selbst ist auf das Problem der Klanganalyse nicht näher eingegangen. Er erwähnt zwar gelegentlich, daß die Basilarmembran auch in der Schallbildertheorie „durch Resonanz" in Mitschwingung versetzt wird, jedoch werden hierbei offenbar der allgemeinere Begriff der erzwungenen Schwingungen und der speziellere der Resonanzschwingungen nicht genügend auseinandergehalten. Ferner urteilt er ohne nähere Begründung folgendermaßen[2]): „Da nun die Membran für jeden Ton ein besonderes, seiner Schwingungszahl entsprechendes Schallbild zeigt, und da die verschiedenen Wellensysteme gleichzeitig nebeneinander bestehen können, so stellt eine solche Membran gewissermaßen einen Universalresonator dar und muß wie eine Reihe von Resonatoren den Klang in seine Partialtöne auflösen. Die Klanganalyse, wie sie Helmholtz gelehrt, paßt daher auch unverändert auf die Theorie der Schallbilder." Ewald scheint also, wenn er sich überhaupt die Frage nach dem Einfluß der Phase der Partialtöne vorgelegt hat, anzunehmen, daß die komplizierten Schallen entsprechenden Schallbilder von der Phase der Partialtöne unabhängig sind. Hier muß der Physiker lebhaft widersprechen, das Bild der stehenden Welle ist je nach der Phase der Partialtöne ein verschiedenes. Allerdings dürfte die Ewaldsche Versuchsanordnung kaum geeignet sein, diese Unterschiede deutlich hervortreten zu lassen. Ewald scheint auch gar nicht den Versuch gemacht zu haben, die Phasenfrage systematisch zu untersuchen[3]). *Die Klanganalyse durch das Ohr wird also zur Zeit durch die Schallbildertheorie in physikalisch befriedigender Weise nicht erklärt.*

Um den Unterschied zwischen Konsonanz und Dissonanz verständlich zu machen, wird auf die verschiedene Art der Unterteilung der Basilarmembran durch die den einzelnen Intervallen entsprechenden Schallbilder hingewiesen. Schält man den Kern dieser Argumentation heraus, so bleibt eigentlich nur übrig, daß das Schallbild beim Oktavenintervall ein besonders einfaches ist, und daß die Schallbilder um so komplizierter werden, je komplizierter die Schwingungszahlenverhältnisse der Intervalle sind. Bei einer Dissonanz ist das Schallbild ein vollkommen unregelmäßiges, so daß überhaupt keine Periodizität mehr zu erkennen ist. Ich hege gewisse Zweifel, ob der Psychologe, der hier doch wohl

[1]) Waetzmann, E.: Folia neurobiol. Bd. 6, S. 24—26. 1912.

[2]) Ewald, J. R.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 76, S. 170—171. 1899.

[3]) Bei der Durchsicht einer großen Zahl von Aufnahmen, die mir freundlicherweise Herr Professor M. Gildemeister aus dem Ewaldschen wissenschaftlichen Nachlaß zur Verfügung stellte, fand ich nichts, was die Ewaldsche Auffassung stützt.

hauptsächlich mitzusprechen hat, mit dieser „Theorie" der Konsonanz und Dissonanz wird viel anfangen können.

Ewald hält es für wahrscheinlich, daß zwischen der Entstehungsart der Töne und der Geräusche ein „viel größerer und viel prinzipiellerer Unterschied" besteht, als es nach der Resonanztheorie der Fall wäre. Er glaubt eine Erklärung für diesen Unterschied darin sehen zu dürfen, daß für die Erzeugung einer Geräuschempfindung nicht stehende, sondern nur fortlaufende Wellen in Frage kommen. Da aperiodische Luftbewegungen stehende Wellen nicht erzeugen können, müssen sie als Geräusche empfunden werden. Ob aber die Resonanztheorie wirklich den Empfindungsunterschied zwischen Tönen und Geräuschen nicht in befriedigender Weise darstellt, oder ob gar die Ewaldsche Vorstellung eine befriedigendere ist, scheint mir eine mindestens noch offene Frage zu sein. Auf die Entstehung von Intermittenz- und Differenztönen brauchen wir nicht weiter einzugehen, weil sich diese Töne nach dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse[1]) der Resonanztheorie vorzüglich unterordnen.

Als besonderer großer Vorzug der Schallbildertheorie ist hervorzuheben, daß sie auf dem Experiment aufbaut, freilich auf Experimenten, die mir noch nicht beweisend zu sein scheinen. Zunächst ist es Ewald gelungen, Membranen von ähnlichen Dimensionen, wie sie die Basilarmembran besitzt, in stehende Längsschwingungen, die er auch als Bandwellen bezeichnet, zu versetzen. Dagegen ist es ihm trotz intensiver Bemühungen nicht gelungen, Membranen herzustellen, die so schwingen, wie es die Helmholtzsche Theorie verlangt, also Resonanzschwingungen in einzelnen Querzonen ausführen. Freilich hat Wilkinson (vgl. S. 679) derartige Schwingungen beobachtet.

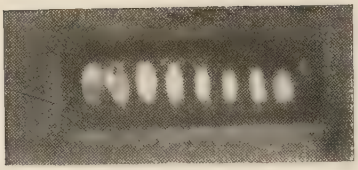
Zur Herstellung seiner Membranen verfährt Ewald folgendermaßen:

Eine nur 0,075 mm dicke Aluminiumscheibe, in welche ein schmaler, rechteckiger Spalt eingeschnitten ist, wird in eine Kautschuklösung getaucht und nach dem Herausziehen nach allen Richtungen hin und her geschaukelt, damit sich während des Trocknens keine Inhomogenitäten ausbilden. Zur Erlangung einer brauchbaren Membran kommt alles darauf an, daß die Ränder des Ausschnittes scharf und glatt sind, weil die geringsten Unregelmäßigkeiten schon Störungen in der Homogenität und damit in der Ausbildung der Schallbilder hervorrufen. Vielfach wurden Membranen von 0,55 mm Breite und 8 mm Länge benutzt; ihre Dicke war häufig so gering, daß sie die Newtonschen Farben zeigten. Die Erregung geschah ursprünglich in der Weise, daß die Membran mit einer Stimmgabelzinke direkt berührt wurde, später auch durch die Luft und durch Wasser hindurch. Die Klangfiguren (Schallbilder) wurden im reflektierten Licht photographiert.

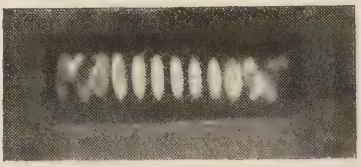
In Abb. 148 sind einige Aufnahmen aus dem Nachlaß Ewalds reproduziert. Dabei befanden sich die Membranen stets unter Wasser. *a* und *b* beziehen sich auf die gleiche Membran und entsprechen den Tönen von den Schwingungszahlen 433 bzw. 610. *c*, *d* und *e* beziehen sich wieder auf ein und dieselbe Membran, *c* ist durch 652, *d* durch 435 erregt, in *e* wirken beide Töne zusammen (Quinte). *f* bezieht sich auf eine Membran von 0,7 mm Breite und 8 mm Länge. Der erregende Ton war 435. Wegen sehr schräger Aufsicht ist nur die Mitte des Bildes scharf.

Es kam des öfteren vor, daß Membranen für bestimmte Tonbereiche gut ausgebildete Schallbilder gaben, für andere aber nicht. Ewald führt das auf kleine Unregelmäßigkeiten in dem Bau der Membranen zurück und glaubt in diesen Beobachtungen eine Erklärung für das Auftreten von Gehörslücken („Tonlücken") sehen zu dürfen. Das führt uns gleich auf einen sehr dunklen Punkt der Ewaldschen Theorie. *Immer wieder wird betont*, daß gute Schallbilder nur bei tadellos gleichmäßig gebauten Membranen zu erhalten sind, und daß die

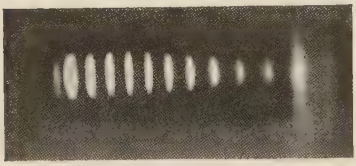
[1]) Schaefer, Karl L. u. O. Abraham: Ann. d. Phys. Bd. 13, S. 996. 1904. — Schulze, F. A.: Ebenda Bd. 26, S. 217. 1908. — Waetzmann, E.: Zeitschr. f. Physik Bd. 1, S. 416. 1920.



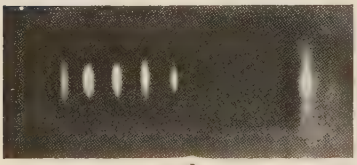
a



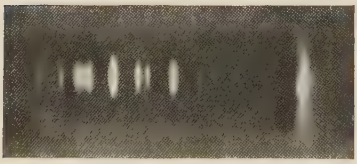
b



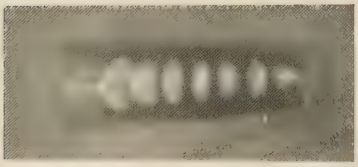
c



d



e



f

Abb. 148. Schallbilder nach Ewald.

geringsten Inhomogenitäten die Ausbildung der Schallbilder stören. Die Membrana basilaris ist aber weit davon entfernt, eine Membran von tadellos homogener Beschaffenheit darzustellen. Schon E. ter Kuile[1]) macht darauf aufmerksam, daß allerhöchstens die Zona tecta für die Ausbildung der Schallbilder in Betracht kommen könnte, daß dann aber wieder völlig unverständlich sei, wie die Schwingungen der Grundmembran die Nervenendigungen erregen sollen. Auch Max Meyer[2]) lehnt in einer ausführlich begründeten Kritik der Ewaldschen Theorie die Übertagung der an den Gummihäuten beobachteten Schwingungen auf die Basilarmembran ab. *Die Annahme, daß die Basilarmembran in der gleichen Weise schwingt wie die Ewaldschen Gummimembranen, ist zunächst vollkommen willkürlich* und müßte gerade auf Grund der Ewaldschen Angaben und Beobachtungen als äußerst unwahrscheinlich bezeichnet werden.

Neuerdings hat Maria Clasing[3]) — mit allem Vorbehalt — ausgesprochen, daß die Schallbilder wohl nicht in der Basilarmembran, vielleicht aber in der Membrana tectoria entstehen könnten. Es sei daran erinnert, daß auch von Anhängern der Resonanztheorie dieser Übergang von der Membrana basilaris zur Membrana tectoria gemacht worden ist (s. S. 675). Ferner hat O. Zoth[4]) die Reissnersche Membran als Entstehungsort für die Schallbilder in Anspruch genommen. Es ist physikalisch nicht verständlich, wie stehende Wellen auf der Reissnerschen Membran ihr „Bild" den Hörhaaren und damit den Nervenendigungen übermitteln sollten.

Ewald hat auch eine Camera acustica konstruiert, über deren Form er folgendes sagt[5]): „Bisher habe ich keine besondere Form eines Ohrmodells beschrieben, weil mir hierzu die Kenntnis der Bandwellen noch nicht genügend vorgeschritten zu sein schien. Und auch jetzt gebe ich der Camera acustica nur ungern eine bestimmte Form, da sich noch nicht übersehen läßt, in welcher Weise sie noch besser den Verhältnissen des Ohres angepaßt

[1]) ter Kuile, E.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 79, S. 154ff. 1900.
[2]) Meyer, Max: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 78, S. 346ff. 1899.
[3]) Clasing, Maria: Mitt. a. d. Zool. Inst. d. Westf. Wilh.-Univ. Münster i. W., Heft 2, S. 47. 1920.
[4]) Zoth, O.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg., II. Abt., Bd. 55, S. 179 bis 184. 1923.
[5]) Ewald, J. R.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 93, S. 488. 1903.

werden kann.“ In der Tat scheint mir die sog. Camera acustica den Verhältnissen im Ohre gar nicht angepaßt zu sein, und wir werden gleich sehen, in welcher Richtung eine bessere Anpassung unbedingt notwendig ist. Abb. 149 gibt ein Bild des Ohrmodells nach Ewald, wobei perspektivische Ansicht und Darstellung des Querschnittes miteinander kombiniert sind. Der mit Wasser gefüllte Kasten ist durch die im Winkel gebogene Platte *c* in zwei Teile geteilt. In der kleinen Kapsel bei *e* befindet sich die Aluminiumscheibe mit der Membran. Die Löcher bei *f* und *d* stellen das ovale bzw. runde Fenster dar und sind durch gewöhnliche Gummimembranen verschlossen. Durch das Mikroskop *m* wird beobachtet, während der Schall bei *f* (in verschiedener Weise) zugeleitet wird. Abgesehen von den Eigenschaften der Membran selber ist aber *die Art ihrer Einbettung in die Flüssigkeit eine prinzipiell andere als die Art der Einbettung der Basilarmembran in die Labyrinthflüssigkeit.* Die Basilarmembran (häutige Schnecke) stellt die Trennungswand zweier enger Flüssigkeitskanäle dar, und wir haben (Kap. II, Abschn. 4) ausführlich besprochen, welchen großen Einfluß die mit den Querzonen der Membran mitschwingenden Flüssigkeitsdoppelsäulen haben müssen. Hierauf ist in der Form und in den Dimensionen des Ewaldschen Modells überhaupt keine Rücksicht genommen. Mir scheint das Modell von Wilkinson (s. S. 679), soweit aus der sehr knappen Beschreibung geurteilt werden kann, eher einer Camera acustica zu ähneln als das Ewaldsche Modell; und Wilkinson hat nicht Schwingungen nach Ewald, sondern Schwingungen nach Helmholtz beobachtet.

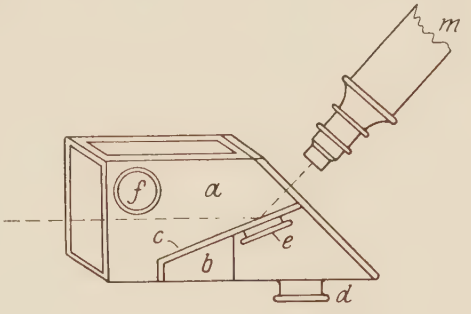


Abb. 149. Camera acustica nach Ewald.

Nun gibt aber Ewald[1]) an, daß er auch auf der Basilarmembran der Meerschweinchenschnecke „in situ“ Schallbilder beobachtet hat, die den auf etwa gleich großen Gummimembranen beobachteten entsprechen. Das wäre natürlich von grundlegender Bedeutung, wenn das „in situ“ im vollen Sinne des Wortes zu nehmen wäre. Um aber die Basilarmembran sehen zu können, muß die Schnecke aufgebrochen werden, und die Reissnersche Membran und die Labyrinthflüssigkeit müssen entfernt werden. Damit werden die Verhältnisse gegenüber dem normalen Zustande so grundlegend geändert, daß ich auch dieser Beobachtung Ewalds keinesfalls schon eine entscheidende Bedeutung für die Richtigkeit seiner Theorie beizulegen vermag.

5. Zusammenfassung.

Die anatomischen und physiologischen Voraussetzungen der Resonanztheorie sind noch nicht genügend gesichert. Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse ist aber ein solcher, daß das Vorhandensein eines Resonatorensystems in der Schnecke zum mindesten nicht unwahrscheinlich erscheint. Die Resonanztheorie vermag im großen ganzen sämtliche bisher sichergestellte Tatsachen des Hörens in befriedigender Weise verständlich zu machen. Insonderheit gibt sie eine sehr elegante Erklärung für die Klanganalyse durch das menschliche Ohr, auch unter Berücksichtigung der Tatsache, daß die Klangempfindung von der gegenseitigen Phase der den Klang bildenden Partialtöne weitgehend

[1]) Ewald, J. R.: Zentralbl. d. Physiol. Bd. 28, S. 756. 1914.

unabhängig ist. Gegenüber der letztgenannten Tatsache versagen bisher alle übrigen Hörtheorien. Auch die sonstigen Leistungen dieser Theorien scheinen mir denen der Resonanztheorie nachzustehen. Die anatomisch-physiologischen Grundlagen der nicht auf Resonanz beruhenden Theorien sind ebenfalls noch nicht genügend gesichert. Insonderheit kann auch die Ewaldsche Schallbildertheorie, die mit den Theorien von Hurst, Bonnier, ter Kuile und Max Meyer gewisse Grundgedanken gemeinsam hat, noch nicht den Anspruch erheben, wirklich sicherer fundiert zu sein als die Resonanztheorie. Sollten weitere Versuche aber doch eine Entscheidung zugunsten der Ewaldschen oder einer ähnlichen Theorie bringen, so würde das bei dem gegenwärtigen Stande der Akustik bedeuten, daß die Klanganalyse durch das Ohr auf physikalischem Wege überhaupt nicht verständlich gemacht werden kann, sondern dem Zentralorgan zugeschrieben werden muß. Die Anhänger der Schallbilder- oder einer ähnlichen Theorie stehen in der Klanglehre im Grunde genommen auf einem ähnlichen Standpunkte, wie ihn Goethe in der Farbenlehre einnahm, während die Resonanztheorie des Hörens in gewissem Sinne der Newtonschen Farbenlehre vergleichbar ist.

Um weiterzukommen, muß der Physiologe die Bewegungen des Steigbügels bei einer vorgegebenen Klangwelle und vor allem die elastischen und Druckverhältnisse in der Schnecke klären. Hierbei wird auch der Anatom helfen müssen, indem selbst über die Größenverhältnisse usw. der einzelnen Gebilde noch vielfach Unklarheit herrscht. Daneben müssen weitere Tierversuche angestellt werden, und auch dem Hören mit dem kranken Ohre muß noch größere Aufmerksamkeit geschenkt werden. Ferner hat der Physiker durch Modellversuche die schwingenden Bewegungen von Flüssigkeiten in engen Kanälen mit teilweise nachgiebiger Wand usw. zu untersuchen. Und endlich hat er in Verein mit dem Tonpsychologen die Tatsachen des Hörens noch genauer festzustellen, damit wenigstens sichersteht, was eigentlich durch die Hörtheorie erklärt werden soll.

Als Ergänzung zu dem vorstehenden Artikel sei auf den Artikel „Ton, Klang und sekundäre Klangerscheinungen“ in diesem Handbuch verwiesen.

Psychologie der Gehörserscheinungen.

Von

Erich M. v. Hornbostel

Berlin.

Mit 1 Abbildung.

Zusammenfassende Darstellungen.

Helmholtz, Hermann v.: Die Lehre von den Tonempfindungen. 6. Aufl. 1913 (Tonempf.). — Stumpf, Carl: Tonpsychologie Bd. 1. 1883; Bd. 2. 1890 (Tps. I, II). — Stumpf, Carl: Beiträge zur Akustik und Musikwissenschaft 1898 ff. (bisher 9 Hefte) (Beitr.). — Köhler, Wolfgang: Akustische Untersuchungen. I. (Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 54, S. 241 ff.; Beitr. H. 4, S. 134 ff.); II. (Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 58, S. 59 ff.; Beitr. H. 6, S. 1 ff.); III. u. IV. Vorl. Mitt. (Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 64, S. 92 ff.); III. (Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 72, S. 1 ff.). — Köhler, Wolfgang: Tonpsychologie. Handb. d. Neurol. d. Ohres, hrsg. von Alexander u. Marburg, S. 419 ff. 1923. — Watt, Henry J.: The Psychology of Sound. Cambridge 1917.

Wahrnehmung und Empfindung. Gegenständlichkeit.

Zwei gegensätzliche Arten, wie uns Sinnliches gegeben ist, sind grundsätzlich zu unterscheiden: das Dasein und So-Sein von Dingen außer uns, und dagegen, daß uns soundso zumute ist. Die erste, objektive, gegenständliche Art des Gegebenseins wollen wir *Wahrnehmung*, die zweite, subjektive, ungegenständliche, *Empfindung* nennen, und, als beide Arten umfassend, von *Erscheinungen* reden. Bei diesem Gegensatz handelt es sich meist nicht um ein Entweder-Oder, sondern um ein Mehr oder Minder, das von dem Sinnesgebiet, den Reizbedingungen und unserem Verhalten abhängt. Die Sinnesgebiete bilden nach der Objektivität der Erscheinungen eine vom Gesichtssinn bis zu den Organsinnen absteigende Reihe. Das Gehör steht in dieser Reihe zwischen Gesicht und Tastsinn, diesem, wie auch in anderen Hinsichten, besonders nahe. Infolge seiner mittleren Stellung sind beim Tastsinn die beiden gegensätzlichen Erscheinungsweisen ziemlich im Gleichgewicht und darum hier zuerst bemerkt worden[1]). (Man kann sie sich leicht deutlich machen, wenn man mit der einen Hand über die andere, ruhende streicht: die tastende Hand nimmt die andere wahr, die betastete empfindet.) Aber auch beim Gehör ist der Unterschied offenbar[2]): bei natürlichem Verhalten nehmen wir einen vorbeifahrenden Lastwagen wahr, den Ton einer nah vor dem einen Ohr schwingenden Stimmgabel empfinden wir. In anderen Fällen kann

[1]) Weber, E. H.: Tastsinn und Gemeingefühl. Wagners Hdwb. d. Physiol. 1846. (Ostwalds Klassiker Nr. 149.)

[2]) Werner, H.: Grundfragen der Intensitätspsychologie. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Erg.-Bd. 10, S. 68 f. 1922.

man die Erscheinungsweise leicht willkürlich umschlagen lassen: auf die Geige dort hinhören oder sich ganz den Tönen hingeben. Aber diese willkürliche Änderung geht, je nach der Art des Schalles, bald schwerer, bald leichter; die Gegenständlichkeit wird nicht erst durch unser Zutun erzeugt, Schälle unterscheiden sich durch den natürlichen Grad ihrer Gegenständlichkeit, erscheinen von vornherein, bei neutralem Verhalten, mehr oder weniger dinghaft.

Die allgemeine Bedingung dafür, daß etwas dinghaft erscheine, ist, daß es sich von einem Grunde abhebt[1]). Hierauf lassen sich alle besonderen Bedingungen zurückführen. Zugleich ergibt sich die Notwendigkeit, nicht nur die Eigenschaften des Teiles der Gesamterscheinung zu berücksichtigen, der als Ding sich abhebt, sondern auch die Eigenschaften des Grundes, von dem er sich abhebt. Der Grad der Abhebung wächst nicht nur mit der Gegenständlichkeit des einen, sondern auch mit der Ungegenständlichkeit des anderen. So lassen sich zwei Eigenschaften daraufhin vergleichen, welche mehr als Ding (Figur) und welche mehr als Grund zu erscheinen neigt. Dieser für alle Sinnesgebiete und darüber hinaus[2]) wesentliche Gegensatz ist auch biologisch bedeutsam: die Abhebung ermöglicht überhaupt erst die Wahrnehmung, und die Faktoren, die sie begünstigen, schaffen die Außenwelt.

An der Spitze der gestaltenden Faktoren steht die raumzeitliche Änderung, die *Bewegung*. Was sich verschiebt, erscheint eben dadurch zu einer Einheit zusammengeschlossen und gegen den — ruhenden — Grund abgehoben. Nicht nur die Stille, auch gleichförmig andauernder Schall, besonders wenn er weit ausgebreitet, von wenig ausgeprägter Gestalt und nicht zu laut ist, erscheint als Grund. Wild hört den nahenden Jäger, auch wenn der Wind in den Blättern rauscht.

Voraussetzung für die Bewegungswahrnehmung ist das *räumliche* Hören. Scharf, außerhalb des Kopfes lokalisierter und beidohrig gehörter Schall erscheint gegenständlich, diffus ausgebreiteter, interkranieller und einohrig gehörter Schall erscheint hintergründig[3]).

Gegenständlicher erscheint von zwei Gegebenheiten die, die — ohne an Einheitlichkeit und Geschlossenheit zu verlieren — reicher gegliedert, *„höher" gestaltet* [Koffka[4])] ist. Nicht die Einfachheit beim Abzählen von Teilen, die oft nur durch willkürliche Zerstückelung gewonnen werden, in der Erscheinung nicht unmittelbar gegeben sind, entscheidet. Die Melodie besteht nicht aus Tönen, die Sprache nicht aus Einzellauten, weder für den Sänger oder Sprecher noch für den Hörer; höchstens für den Akustiker oder Phonetiker. Der Gesamtverlauf, die Melodie-„Bewegung" ist gegenständlicher und darum eindringlicher als ein Einzellaut oder selbst eine Folge von Einzellauten, so wie eine Profillinie ausgeprägter und einprägsamer ist als ein Punkt, eine Kurve anschaulicher als eine Zahlenreihe. Und wie die Gerade zum Niveau wird für die Kurve, so wird der einförmigere Verlauf zum Untergrund des schärfer gezeichneten: über dem regelmäßig wiederholten Trommelmotiv liegt die Gesangsmelodie des Orientalen wie ein Bild auf einer gemusterten Tapete.

Schall erscheint — im Gegensatz zu Optischem und Taktilem — fast immer in sich bewegt, lebendig (darum ist nichts schwerer musikalisch auszudrücken als Ruhe), mindestens als Vorgang und nicht eigentlich als Ding (z. B. Donner). Für gewöhnlich ist das, wo er herkommt, nicht dem Blick und der Hand ent-

[1]) Rubin, E.: Visuell wahrgenommene Figuren. 1921.
[2]) Hornbostel, E. M. v.: Über optische Inversion. Psychol. Forsch. Bd. 1, S. 155. 1922.
[3]) Hornbostel, E. M. v.: Beobachtungen über ein- und zweiohriges Hören. Psychol. Forsch. Bd. 4, S. 68 f. 1923.
[4]) Psychol. Forsch. Bd. 3, S. 363. 1923.

zogen, und so wird er uns zu einer eigentümlichen Verhaltensweise dessen, was wir schauen und greifen. Wie sehr das Gehör am Aufbau unserer Außenwelt beteiligt ist, merken wir beim Wechsel der Umgebung: in der neuen Wohnung klingen die Zimmer, Türen, Klinken, Schubladen und Lichtschalter fremd, und dem akustisch Veranlagten bleiben diese Stimmen als wesentliche, persönliche Züge von Dingen und Situationen jahrelang im Gedächtnis. Die Sprache, die immer das Wesentliche betont, ist reich an lautmalenden Namen, besonders bei Primitiven und Kindern (Kuckuck, Töff-töff; Klinke; Knick). Und es gibt gute Gründe für die Annahme, daß alle Sprache ursprünglich der natürliche motorisch-akustische Ausdruck auch nichtakustischer Anschauungen und Zustände war, also durch Lautgebärden malte, was immer an äußerem oder innerem Geschehen den Menschen bewegte. So wird durch die Sprache auch Nichtwahrnehmbares hörbar, räumlich und zeitlich Fernes gegenwärtig, und so ist das Gehör vielleicht das lebenswichtigste Organ im Verkehr der Menschen miteinander. (Taubheit wird in der Regel schwerer ertragen als Blindheit.) Aber auch für die höheren Tiere sind Stimme und Gehör biologisch bedeutsamer, als man gemeinhin annimmt. Und selbst niedrigere Tiere dürften, wenn sie schon nicht im engeren Sinne „hören", doch mechanische Schwingungen wahrnehmen und dadurch manches ihnen Nützliche erfahren.

Noch für den Menschen haben die „Vibrationsempfindungen" nicht unerhebliche Bedeutung (z. B. für das Erkennen von Rauhigkeit und Glätte von Tastdingen). Sie stehen phänomenal und funktionell dem Hören besonders nahe, und man kann in dem Vibrationssinn eine entwicklungsgeschichtliche Vorstufe des Gehörs vermuten[1]).

Geräusch und Ton.

Unmittelbar gegeben ist uns eine Erscheinung nur als „diese" oder „eine solche". Aber wir können sie von verschiedenen Seiten betrachten, in verschiedenen Hinsichten mit anderen vergleichen, und so verschiedene „Eigenschaften" an ihr herausfinden. Das geht wieder hier leichter, dort schwerer: an der einen Erscheinung drängt sich diese, an der anderen jene Eigenschaft auch schon ungesucht auf und wird zum dinghaften Kern, der die übrigen trägt. Diese Gestaltung in Substanz und Attribut steht nicht einfach in unserem Belieben — in extremen Fällen ist sie uns aufgezwungen, in anderen nahegelegt —, ist aber auch nicht allein von den Reizbedingungen, sondern auch von individueller Anlage und der jeweiligen Verhaltensweise abhängig. Ihre allgemeine, natürliche Richtung deutet sich oft schon sprachlich durch die Scheidung in Substantiv und Adjektiv an: wir reden von einem hellen, scharfen, kurzen Geräusch, nicht von einer geräuschigen Helligkeit, Schärfe, Kürze.

So wesensverschieden kommen uns die Schallarten: Geräusch und Ton, vor, daß schon mehrfach für jede ein besonderes Aufnahmeorgan gefordert worden ist. (Wenn diese Annahme auch überflüssig ist, so konnte doch nur eine Gegensätzlichkeit der Erscheinungsweise auf sie führen, die der verschiedener Sinne nahekommt.) Und doch schließt die eine Eigenschaft die andere nicht aus, und die Extreme sind durch Übergänge kontinuierlich verbunden. Ja, es ist schwer, einen vollkommen geräuschfreien Ton herzustellen, und es gibt anscheinend kein Geräusch, das ein gewissenhafter „musikalischer" Beobachter für gänzlich „tonfrei" erklären würde. Als Reizbedingung ist die größere oder geringere Regelmäßigkeit des Schwingungsverlaufs erwiesen, wobei es auf die der

[1]) Katz, D.: Der Aufbau d. Tastwelt. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg., Erg. Bd. 11, S. 187 ff. 1925; vgl. Jahresber. üb. d. ges. Physiol. 1922, S. 377.

Wellenlänge mehr ankommt als auf die der Amplitude[1]). Also auch hier, im Physikalischen, kein Sprung, sondern ein allmählicher Übergang. Dieser führt von den reinsten Geräuschen über die Vokale und die (musikalischen) Klänge zu den reinen Tönen, die durch einfache Sinusschwingungen entstehen.

Ob der sinusförmige Verlauf der Luftschwingung im (peripheren) Gehörorgan erhalten bleibt oder die Form einer Klangwelle annimmt, ist neuerdings zweifelhaft geworden[2]). Aber auch wenn physiologisch zu jeder Grundschwingung Teilschwingungen hinzuträten, würden den Sinuswellen doch die Grenzfälle der Erscheinungsreihe entsprechen.

Man kann einen Vokal nicht längere Zeit aushalten, ohne daß das Sprechen in Singen übergeht. Andererseits kann man singen nur auf den Vokalen und Halbvokalen. Wird ein Ton stark verkürzt, so verliert er seinen musikalischen Charakter fast ganz. [Doch vermögen hierzu Begabte die Tonhöhe bei einer einzigen Grundtonschwingung noch zu erkennen[3])]. Will man also einen Einschnitt in die Reihe der Schallarten machen, der die Geräusche von den musikalischen Erscheinungen trennt, so müßte er dort liegen, wo die Schwingungsfrequenz konstant, der physikalische Vorgang stationär wird; nur ist diese Grenze nie ganz scharf. Selbst reine Sinusschwingungen sehr hoher Frequenz geben Erscheinungen von mehr geräuschartigem Charakter (*s*, *f*), und bei ganz prägnanten Geräuschen tritt das Tonale deutlich hervor, sobald man durch Interferenz Teilschwingungen vernichtet[4]). Auch lassen sich auf diese Weise (fast) alle Geräusche völlig zum Verschwinden bringen. Dadurch erweisen sich Geräusche als physikalisch wesensgleich mit musikalischen Klängen und der Unterschied beider Schallarten als ein solcher der Struktur: für tonartige Erscheinungen muß der Schwingungsverlauf einfacher, glatter sein, für geräuschartige reicher und schärfer gestaltet. Auch phänomenal sind Töne und Klänge ruhiger, Geräusche bewegter; jene subjektiver, diese gegenständlicher. Und biologisch von Bedeutung ist fast nur die Geräuschwahrnehmung, Klänge kommen in der Natur verhältnismäßig selten, reine Töne so gut wie nie vor.

Schallfarbe.

Allgemein kann man also sagen: Physikalisch ist es die Verlaufsart der Schwingungen, die Wellenform, was die Schallarten und die ungeheure Mannigfaltigkeit ihrer charakteristischen Eigenschaft, der *Schallfarbe* (im weiteren Sinne), bestimmt. Es liegt, was oft übersehen wird, schon physikalisch immer ein einziger, einheitlicher Gesamtverlauf vor, der erst bei der Analyse künstlich zerteilt wird. Dies kann in zweifacher Richtung geschehen: entweder durch Querschnitte, die zeitlich aufeinanderfolgende, in sich relativ konstante Verlaufsteile gegeneinander abgrenzen; so isoliert der Phonetiker Sprachlaute. Oder durch Längsschnitte, indem der „komplexe" Verlauf in „Teilschwingungen" aufgelöst wird. In beiden Fällen entsteht, physikalisch wie phänomenal, Neues. Im ersten fallen die sehr charakteristischen Übergänge und Zeitverhältnisse weg. (Der phonographierte Satz: „Neger mit Gazelle sagt im Regen" klingt schon arg verändert, wenn man die Glyphe von hinten nach vorn abhört.) Im zweiten Fall erhält man — durch Resonanz oder Interferenz — einfache (Sinus-)Schwingungen,

[1]) Weiss, O. u. R. Sokolowski: Die physikalischen Grundlagen der Geräuschwahrnehmung. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 180, S. 96—110. 1920.

[2]) Wegel, R. L. u. C. E. Lane: The Auditory Masking etc. Physical review (2) Bd. 23, S. 266—285. 1924. — Fletcher, H.: Physical Measurements of Audition. Journ. Franklin Inst. Bd. 196, S. 310 ff. 1923.

[3]) Abraham, O.: Zur Akustik des Knalles. Ann. d. Physik (4) Bd. 60, S. 70 ff. 1919. — Kucharski, P.: La sensation tonale usw. Année psychol. Bd. 24, S. 151. 1924.

[4]) Köhler, W.: Akustische Untersuchungen III, S. 85.

die überhaupt erst durch die Versuchseinrichtung entstehen[1]) und sich zu der ursprünglichen Welle wieder vereinigen, wenn sie alle zusammen auf ein schwingungsfähiges Gebilde von starker Dämpfung (Luft, Ohr) treffen. Derselbe Reiz — eine Welle bestimmter Form — und dieselbe Erscheinung — eine bestimmte Schallfarbe — kann also *technisch* auf zweierlei Weise erzeugt werden: durch eine einzige, natürliche Schallquelle (Stimme, Instrument) oder durch künstliche Synthese aus Sinusschwingungen von bestimmten Frequenzen und Amplituden. Nur in diesem Sinn kann man von komplexen Wellen oder zusammengesetzten Klängen, von Komponenten oder Teiltönen reden. An sich aber ist jede Welle physikalisch, jede Schallfarbe phänomenal einfach, einheitlich und teillos; und von der Möglichkeit der Analyse und Synthese weiß unser Bewußtsein in der Regel so wenig wie die Luft.

Nicht alle Schallarten sind von derselben Einheitlichkeit. Aus einem Akkord, schwerer schon aus einem einzelnen Klang, kann man Teiltöne heraushören. Aber das Herausgehörte ist immer schwächer als die (technisch) isolierte Komponente. Physiologisch muß also ein Teil der „Komponenten"-Energie an den Gesamtprozeß, der die Schallfarbe (oder Akkordfärbung) bedingt, gebunden bleiben (s. u. S. 729 f.)[2]).

Durch die künstliche Analyse und Synthese wird es möglich, die Schallfarben und ihre Reizbedingungen einander zuzuordnen. Dies ist namentlich für die Sprachlaute, aber auch für Instrumentalklänge in ausgedehnten Experimentaluntersuchungen der neueren Zeit geschehen[3]). Dabei hat sich gezeigt, daß die Farbe nicht bloß von den Eigenschaften (Frequenz und Amplitude) der Teilschwingungen abhängt, sondern von der besonderen Art ihres Zusammenseins, der Gesamtstruktur. So sind schon die für die Vokalcharakteristik unentbehrlichsten Teilschwingungen (Hauptformant) in ihrer Frequenz nicht starr festgelegt, sondern verschieben sich mit dem Stimmton in einem gewissen Frequenzbereich. Je nach der Frequenz des Stimmtons ist dann auch das Intervall, das der Formant mit ihm bildet, verschieden. Übrigens wirkt als Formant fast immer eine ganze Reihe benachbarter Teiltöne mit bestimmter Stärkeverteilung. Bei Flüsterlauten erfüllen die charakteristischen Komponenten ein mehr oder minder breites Frequenzgebiet stetig, hier kann also auch die Synthese aus Teilwellen von sinusförmigem Verlauf und konstanter Wellenlänge nicht gelingen. Gewisse Laute, wie die Nasalen, sind durch eine Lücke in der Teiltonreihe gekennzeichnet, und eben diese Klänge erscheinen „hohl". Kurz: die Strukturformel der verschiedenen Wellenformen ist durch die Energieverteilung über das Frequenzspektrum gegeben. Von ihr hängt die Schallfarbe ab.

Dabei ist noch zweierlei zu bedenken: *Erstens* bemerkt das Ohr Unterschiede der Schallfarbe, die der Strukturanalyse — wenigstens mit den bisher verfügbaren Hilfsmitteln — entgehen. Möglich, daß verfeinerte Methoden hier noch weiterführen werden. Aber man muß jedenfalls damit rechnen, daß auch die genaueste analytisch gewonnene Strukturformel den der Schallfarbe entsprechen-

[1]) Köhler, W.: Tonpsychologie, S. 432.

[2]) Eberhardt, M.: Phänomenale Höhe und Stärke von Teiltönen. Psychol. Forsch. Bd. 2, S. 349 ff. 1922.

[3]) Stumpf, C.: Struktur der Vokale. Berlin. Ber. 1918, S. 333; Analyse geflüsterter Vokale, Passow-Schäfer Bd. 12, S. 234. 1919; Tonlage der Konsonanten usw. Berlin. Ber. 1921, S. 636; Analyse der Konsonanten. Passow-Schäfer Bd. 17, S. 151. 1921. — Miller, D. C.: The Science of Musical Sounds. 1916. — Trendelenburg, F.: Objektive Klangaufzeichnung. Zeitschr. f. techn. Physik Bd. 5, S. 236. 1924; Zur Physik der Klänge. Naturwissenschaften Bd. 12, S. 661. 1924; Bd. 13, S. 772. 1925. — Wagner, K. W.: Frequenzbereich von Sprache und Musik. Elektrotechn. Zeitschr. Bd. 45, S. 451. 1924. — Crandall, I. B. a. C. F. Sacia: Dynam. Study of Vowel Sounds. Bell syst. techn. journ. Bd. 3, S. 232. 1924. — Crandell, I. B.: The Sounds of Speech. Ebenda Bd. 4, S. 586. 1925.

den physiologischen — und vielleicht schon den physikalischen — Verlauf nicht vollkommen adäquat darstellt. Denn diese Darstellung tut so, als ob die herausanalysierten „Elemente" bei der Synthese zwar zu einer bestimmten *Konstellation* zusammenträten, im übrigen aber in ihren Elementareigenschaften unverändert blieben. Dies ist nun sicher nur in einem beschränkten Maße der Fall. Der synthetische Schall ist eher einer chemischen Verbindung vergleichbar als einer Anordnung von gegeneinander selbständigen Teilen. In manchen Fällen mag eine Schallfarbe anderen ähnlich erscheinen, die die Strukturformel als Elemente „enthält" — Å „hat etwas" von O und A, wie Violett von Rot und Blau —, in anderen Fällen ist das Ganze etwas völlig Neues, den künstlich isolierbaren Teilen Unvergleichbares — im Hornklang sind für den unmittelbaren Eindruck die Teiltöne ebenso gänzlich untergegangen wie die Spektralfarben im Weiß. Noch in einem ganz zweiheitlichen Zusammenklang eines sehr tiefen und eines sehr hohen Tones erscheint dieser von jenem nicht völlig losgelöst, sondern irgendwie in ihn eingebettet. Allgemein werden hohe Komponenten von tiefen mehr oder weniger verhüllt[1]). Einem Schwerhörigen, der hohe Töne aus dem Bereich des E-Formanten isoliert sehr gut hörte, erschien dennoch ein synthetisches E als OU[2]).

Zweitens sind Strukturformeln bisher nur an Einzellauten ermittelt worden. Es ist allbekannt, daß Sätze besser verstanden werden als Wörter, Wörter besser als sinnlose Silben. Gewiß, wir ergänzen und verbessern subjektiv, erfassen im Sinne des Geläufigen, hören hinein; auch sind Einsatz und Abschluß, Dauer und Rhythmus, Folge und Verbindung der Laute mindestens ebenso charakteristisch wie diese selbst. So werden Instrumentalklangfarben oft selbst für Musiker unkenntlich, wenn Anfang und Ende fehlen. Gesungene Vokale werden sicherer erkannt, wenn ein Konsonant vorausgeht[3]). Aber noch mehr: Vernichtung der hohen Formanten macht die isolierten Einzellaute S, T, I, L unkenntlich, nicht aber das Wort „still"[4]), zerstört I, nicht aber MI[5]). Der gesprochene Vokal, bei dem die Frequenzen gleiten, ist prägnanter als der auf einem konstanten Ton gesungene. Offenbar also ändern sich im Zusammenschluß auch die Laute selbst — und zwar schon objektiv, durch die Erzeugungsweise —, und der Gesamtverlauf ist nicht lediglich eine Abfolge derselben Teilverläufe, die durch die Strukturformeln gekennzeichnet werden.

Helligkeit[6]).

Lassen wir eine Grammophonplatte schneller oder langsamer laufen, so ändert sich das Gehörte in einer bestimmten Hinsicht, gleichgültig, was wir aufgenommen haben, ob Musik, Sprache, Geräusche: es wird im einen Falle heller, im anderen dunkler. Die Änderung erscheint in der einen Richtung als Steigerung, und nach dem, was da zunimmt, benennt die Sprache — wie auch sonst — die ganze Eigenschaft „Helligkeit" (und nicht: „Dunkelheit").

Noch das Mittelhochdeutsche kennt das Wort „hell" nur in seiner ursprünglichen, akustischen Bedeutung. Daß es später so vollständig aufs Optische übergegangen ist, spricht

[1]) Watt, H. J.: Psychol. of Sound, S. 62. — Wegel, R. L. u. C. E. Lane: The Auditory Masking &c. Physical review (2) Bd. 23, S. 266—285. 1924.

[2]) Claus, G.: Beitr. z. Anat., Physiol., Pathol. u. Therapie d. Ohres, d. Nase u. d. Halses Bd. 19, S. 294—304. 1923.

[3]) Stumpf, C.: Berlin. Ber. 1918, S. 357, 343.

[4]) Stumpf, C.: Beitr. z. Anat., Physiol., Pathol. u. Therapie d. Ohres, d. Nase u. d. Halses Bd. 17, S. 186 f. 1921.

[5]) Stewart, G. W.: Physical review Bd. 21, S. 718. 1923.

[6]) Literaturzusammenstellung bei Stumpf: Beitr. H. 8, S. 17 f., 21 f.

sehr für die Identität der gemeinten Erscheinung auf beiden Gebieten. Man kann in der Tat unschwer und sehr genau zu einem gegebenen Ton ein gleichhelles Grau finden, und verschiedene Beobachter gelangen hierbei zu denselben Gleichungen. (Protanomale — und Dunkeladaptierte — verlangen viel dunklere, Deuteranomale viel hellere Graus als die Normalen.) Auch lassen sich z. B. Gerüchen helligkeitsgleiche Töne oder Graus zuordnen.

Helligkeit kommt demnach den Erscheinungen mehrerer, wenn nicht aller Sinnesgebiete zu. Sie ist eine der entwicklungsgeschichtlich ältesten Seiten der Erscheinungen (und des physiologischen Geschehens) und daher auch am widerstandsfähigsten gegen Störungen des normalen Ablaufs. Bei starker Verkürzung der Schalldauer, zuweilen auch bei weitgehender Vernichtung der Teilschwingungen (und damit der Farbe) verbleibt der Erscheinung Helligkeit als einzige Qualität. An den äußersten Enden des hörbaren Frequenzbereiches lassen sich nur noch Helligkeiten erkennen, und in pathologischen Fällen kann der musikalische Charakter von Tönen und Klängen vollkommen verschwinden, die Schallfarben verblassen, aber daß die Helligkeit ausfiele, scheint nicht vorzukommen.

Ähnlich wieder im Optischen: an den Enden des sichtbaren Spektrums sind nur noch Helligkeitsunterschiede, nicht mehr solche des Farbtons bemerkbar. Bei Verkürzung der Reizdauer werden bunte Farben farblos. Manche Blinde erkennen noch an einem „Schimmer", ob sie gegen das Licht oder das Dunkel gewandt sind. Es gibt Farbenblinde, aber keine farbentüchtigen Helligkeitsblinden.

Bewegung. Höhe. Distanz.

Zunahme der akustischen Helligkeit wirkt nicht nur als Steigerung einer ruhenden Erscheinung, wie die Aufhellung einer gesehenen Farbfläche, sondern als Steigen, wie die Aufwärtsbewegung eines Sehdings. Der Bewegungseindruck und seine Richtung sind so zwingend, daß die meisten Sprachen hier von „Steigen" und „Fallen", „Hoch" und „Tief" reden.

Die Beschränkung dieses Sprachgebrauchs auf Töne ist durch nichts gerechtfertigt, die Erscheinungen sind in dieser Hinsicht bei allen Schallarten gleich und gleich ausgeprägt. „Melodiebewegung" meint beim Sprechen und bei Musik dasselbe. Das Auf und Ab entspricht dem unmittelbaren, natürlichen Eindruck, ist nicht erst assoziativ, durch „Raumsymbolik" hinzugekommen. Die Handbewegungen, die den Gesang aller „Primitiven" begleiten, die Bewegungen des Tänzers, Dirigenten — soweit sie nicht durch den Rhythmus und die Konvention eingeschränkt sind — folgen unwillkürlich [daher extrem in der Hypnose[1])] der Melodiebewegung. Der Bewegungsverlauf ist — nächst dem Rhythmus — entscheidend für die Melodiegestalt und ihre Ausdrucksbedeutung, wesentlicher Sinnträger für die Sprache. Dialektunterschiede liegen vor allem in der Sprachmelodie. Objektiv kontinuierliche Veränderung, wie sie in der Sprache schon innerhalb der Einzellaute, im Gesang beim Glissando statthat, entspricht der sichtbaren „wirklichen" Bewegung. Aber auch die stroboskopische „Schein"-Bewegung hat ihr genaues Analogon in den sprunghaften Helligkeitsänderungen von Silbe zu Silbe, von Ton zu Ton. Hier wie dort ist sie sogar die stärkere Bewegung gegenüber dem ruhigeren Gleiten; und hier wie dort wird die Bewegung lebhafter, wenn (innerhalb bestimmter Grenzen) die Pause zwischen den Reizen länger wird — Legato, Staccato — und der Abstand weiter — Schritt, Sprung.

Die Spannweite der Bewegung (Schrittgröße, Distanz) ist ziemlich scharf bestimmt: man kann zu einem als Muster gegebenen Schritt einen gleich großen finden, der von einer anderen (dritten) Helligkeitsstufe ausgeht, besonders genau bei Tönen, im groben aber auch bei Geräuschen.

[1]) v. Schrenck-Notzing: Die Traumtänzerin Magdeleine G., S. 132 f. 1904.

Bei Geräuschen läßt sich freilich die Genauigkeit nicht messen, da die Frequenzen, von denen die Helligkeiten abhängen, physikalisch nicht eindeutig bestimmbar sind. Bei Tönen wiederum wird das Gleichheitsurteil durch die Gesamterscheinung (Intervall, s. u.) bestimmt, und es scheint nicht möglich, die Distanz rein zu isolieren.

Auch ein ruhender Mehrklang erscheint um so breiter, je weiter die Frequenzen der begrenzenden Töne auseinanderliegen. Die stark schwirrenden, geräuschartigen Klänge einer Anzahl von Zungen benachbarter Frequenz lassen sich außerordentlich genau hinsichtlich ihrer Breite vergleichen, obwohl die Ecktöne (und überhaupt Teiltöne) nicht herausgehört werden können. Dabei ist die phänomenale Breite allein abhängig vom Frequenzverhältnis der Ecktöne, nicht von der Zahl und Benachbarung der Komponenten[1]). Auch bei Geräuschen (z. B. Konsonanten) trägt die Klangbreite mit zur Charakteristik bei.

Ausdehnung. Gewicht. Dichte.

Zur Beschreibung der Änderung der Erscheinung mit der Reizfrequenz ist neben Hell-Dunkel und Hoch-Tief noch ein drittes Gegensatzpaar tauglich: Klein-Groß. Steigen wirkt zugleich als Zusammenziehung, Fallen als Ausdehnung. Auch dieser Eindruck ist unmittelbar akustisch gegeben, nicht erst durch Erfahrungen anderer Sinne vermittelt. Kleine Kinder sprechen spontan von kleinen Dingen in hoher, von großen in tiefer Stimmlage; die Bedeutung des phonetisch gleichen Wortes ändert sich, in Sudansprachen z. B., durch „Hochton“ oder „Tiefton“ im gleichen Sinne (klein — groß).

Die Ausdehnung der akustischen Erscheinungen wird von den Psychologen meist „Volumen“ genannt. Mit Räumlichem verglichen hat Schall in der Tat eher etwas Dreidimensionales als etwas Flächiges oder Lineares. Aber die Ausdehnung des Einzelschalles ist überhaupt nicht räumlich im eigentlichen Sinne, wie etwa der Lärm auf einem Großstadtplatz oder das Gesumm über einer Wiese. Und mit „Ausdehnung“ allein ist die gemeinte Seite der Erscheinungen nicht vollständig beschrieben. Die großen Schälle sind undicht, unfest, locker, diffus, weich, stumpf, ferner aber auch behäbig, dickflüssig, schwerbeweglich, schwer; die kleinen dagegen dicht, fest, kompakt, konzentriert, hart, spitz, dabei lebhaft, beweglich, leicht. (Die Griechen bezeichneten den Gegensatz durch *βαρύς* und *ὀξύς*.) Die Ausdrücke weisen auf eine Masse, die bei dunklerem Schall schwerer und träger erscheint (Gewicht), und auf ihre Verteilung innerhalb der Ausdehnung, die bei kleinerem Schall größere Dichte und Festigkeit ergibt. Welches von beiden Momenten mehr hervortritt, hängt zugleich von der Lautstärke ab: das Gewicht drängt sich auf bei lautem tiefen und leisem hohen, die Dichte bei lautem hohen und leisem tiefen Schall.

Dieselbe Zuordnung der Prädikate ergibt sich anschaulich z. B. für Sinuskurven. Daß diese Eigenschaften, in ihrem physikalischen Sinn genommen, auch den Schallquellen und den Wellen zukommen, ist gewiß nicht zufällig. Aber sie sind nicht von daher auf die Phänomene übertragen. Wir brauchen von dem Pfeifenvolum und der Wellenlänge nichts zu wissen und hören doch dem Ton seine Größe an.

Auch im Optischen erscheinen dunkle Farben schwer, helle leicht; dunkle raumhaft (tief, widerstandslos gegen Eintauchen), helle oberflächenhaft (fest). Diese Seiten der Erscheinungen sind offenbar eng an die Helligkeit gebunden, wie diese auf allen Sinnesgebieten zu finden; mit ihr bilden sie den — phylogenetisch ältesten und stabilsten — Kern der Erscheinungen, der über das Verhältnis Gegenstand—Grund (s. o. S. 702) wesentlich entscheidet[2]).

[1]) Abraham, O. u. E. M. v. Hornbostel: Zur Psychologie der Tondistanz. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 98, S. 233, 1925.

[2]) Gelb, A.: Wegfall der Wahrnehmung von „Oberflächenfarben“. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 84, S. 193. 1920.

Die Frage, ob es neben der Helligkeit noch „Volumen" gibt, hat, rein phänomenologisch, keinen Sinn; denn es ist kein Zweifel, daß wir etwas anderes meinen, wenn wir einen Ton hell oder klein oder dicht nennen. Erst durch die Beziehung zu den „Dimensionen" der physiologischen und weiter der physikalischen Vorgänge, mit denen die Erscheinungsweisen sich verändern, kann man festsetzen, daß die Möglichkeit irgendwie unabhängiger Veränderung für die Annahme einer besonderen Eigenschaft entscheiden soll. Die Empfindlichkeit für Frequenzunterschiede einfacher Töne ist größer, wenn die Helligkeitsänderung, als wenn die des „Volums" beobachtet wird[1]). Und den frequenten Reizen kann eine geringere Ausbreitung der Erregung auf der Basilarmembran entsprechen, sei es, daß man eine schärfere Abstimmung der kürzeren Fasern[2]), eine schmälere Ausbauchung der Membran[3]) oder eine kürzere Erstreckung der Schwingungsvorgänge vom ovalen Fenster aufwärts[4]) annimmt. Aber die willkürliche Isolierung der Momente könnte noch schwieriger sein — sie gelingt immer nur unvollkommen —, ihre Messung an den Reizgrößen keinen sicheren Unterschied ergeben, entsprechende Besonderheiten des physiologischen oder physikalischen Geschehens könnten noch nicht entdeckt sein — die Beschreibung hätte sich dennoch nicht hiernach zu richten, und die Mannigfaltigkeit der beobachteten Erscheinungsweisen wäre nicht minder tatsächlich. In einem gewissen Grade sind alle Momente ineinander gebunden: mit „hell" ist „fest", mit „fest" ist „hell" irgendwie mitgemeint. Sie auseinanderzulösen wird vermutlich durch die mit der Entwicklung fortschreitende Differenzierung der Sinne überhaupt erst möglich, indem an dem einheitlichen Ganzen („Hell-Fest") hier die eine, dort die andere Seite spezifischer hervortritt (Hell für's Gehör, Fest für den Drucksinn).

Vokalität[5]).

Gesprochene Vokale stehen phänomenal in der Mitte zwischen Geräuschen und musikalischen Klängen. Die Seite der Erscheinung, die an ihnen in kennzeichnender Ausgeprägtheit hervortritt, ist indes an allen Schallarten mehr oder minder deutlich zu bemerken, schon an Geräuschen und noch an einfachen Tönen. „Schon" und „noch" in einem entwicklungsgeschichtlichen Sinne, denn die Vokalität gehört zweifellos zum älteren, kernnahen Bestande der Schalleigenschaften, wenn auch nicht, wie die Helligkeit, zum Kern selbst. Die Vokalität kann bei sehr kurzer Schalldauer verschwinden, sie fehlt auch manchen Geräuschen; bei einfachen Tönen nimmt ihre Deutlichkeit von den Enden gegen die Mitte des Frequenzbereiches ab (Minimum bei etwa 2000 v. d.). Mit steigender Frequenz verändert sich die Ähnlichkeit der Töne mit den Vokalen stetig, und zwar durchläuft sie die Reihe von M (etwa 132 v. d.) —U—O—A—E—I—S (etwa 8200 v. d.) mit allen Zwischennuancen.

Nicht alle Vokalitäten kommen in der Sprache vor, manche — die zwischen M und U, I und S — können durch die menschlichen Stimmwerkzeuge gar nicht hervorgebracht werden. (Woraus folgt, daß die Vokalitäten nicht in die Töne hinein-, sondern aus ihnen herausgehört werden.) Andererseits fehlen bei einfachen Tönen die Vokalitäten, die stimmlich beim stetigen Übergang von O zu E über Ö entstehen — ähnlich wie im Farbenspektrum die Purpurtöne.

Innerhalb des Kontinuums sind die angegebenen Vokalitäten ausgezeichnet als Stellen eines Richtungswechsels der Ähnlichkeit, so wie in der getönten Farbenreihe die „Urfarben": beim Übergang vom Å zum Ä verschwindet im reinen A die Ähnlichkeit mit O und beginnt die mit E, wie beim Übergang von Violett zu Orange im reinen Rot die Bläulichkeit in Gelblichkeit umschlägt.

Die reinen Vokalitäten liegen annähernd in Oktaven übereinander[6]). Die Bestimmung der Umschlagpunkte begegnet indes, wie die der Urfarben[7]), eigentümlichen Schwierigkeiten,

[1]) Rich, G. J.: Tonal Attributes. Americ. journ. of psychol. Bd. 30, S. 121. 1919.
[2]) Waetzmann, E.: Folia neuro-biologica Bd. 9, S. 24. 1912.
[3]) Wegel, R. L. u. C. E. Lane: The Auditory Masking &c. Physical review (2) Bd. 23, S. 266—285. 1924.
[4]) Watt, H.: Psychol. of Sound. S. 162 ff.
[5]) Köhler, W.: Ak. U. II, III; Tps.. — Stumpf, C.: VI. Kongr. f. exp. Psychol. 1914 (Beitr. H. 8, S. 17).
[6]) So schon R. König: Quelques expériences d'acoustique, S. 42 ff. 1882.
[7]) Westphal, H.: Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 44, S. 182. 1910.

ist auch von der Methode stark abhängig. Auf beiden Gebieten kommt man nur zum Ziel, wenn man die Reize in — abgestuften, auf- und absteigenden — Reihen, nicht, wenn man sie bunt durcheinander vorlegt[1]). Die geringe Ausprägung der Vokalität bei Tönen erschwert die Aufgabe, namentlich Musikalischen; aber auch Andere müssen sich auf die verlangte Urteilshinsicht erst einstellen und sich üben, sie festzuhalten. Es scheint, daß dabei nicht nur von Tonigkeit (s. u.) und Helligkeit abgesehen werden muß, sondern auch von anderen Dimensionen der Vokalität selbst: Töne, besonders nicht ganz obertonfreie, erscheinen leicht bis in die zweigestrichene Oktave hinauf U-ähnlich, dann, bis in die viergestrichene Oktave, Ü-ähnlich[2]). Ob die von U nach I über Ü oder die über O—A—E führende Reihe, und ob eine bestimmte Frequenz, z. B. 1700 v. d. als Ä oder Ü, wahrgenommen wird, wäre von (bisher noch nicht näher untersuchten) äußeren und inneren Bedingungen abhängig. Jedenfalls lassen sich Bedingungen finden, unter denen auch bei einfachen Tönen die Vokalitäten (auch O, A, E) nicht nur beobachtbar sind, sondern auch Frequenzzonen von der Breite eines Halb- bis Ganztones gefunden werden, in deren Mitte die Umkehrpunkte liegen.

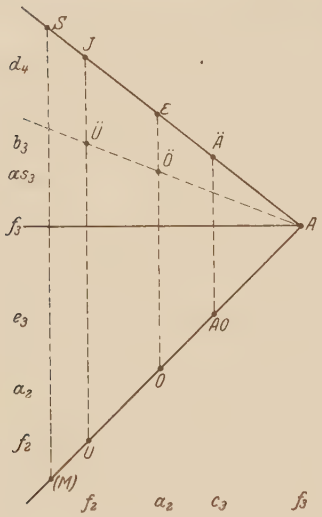


Abb. 150. Vokaldreieck.

Wie die Urfarben durch Mischung von Lichtern, zwischen denen sie liegen, erzeugt werden können — z. B. Urgelb aus Rotgelb und Gelbgrün —, so entstehen die reinen Vokalitäten auch durch Verbindung zwischenliegender Frequenzen, z. B. reines O beim Zusammenklang von Tönen, die allein einem AO und UO ähnlich wären[3]). Ja, an solchen Verbindungen erscheint die Vokalität ausgeprägter als an einfachen Tönen[4]), wie denn auch gesungene und gesprochene Vokale immer durch eine Mehrzahl von Formanten charakterisiert sind und als Formant nicht eine Einzelfrequenz, sondern ein Frequenzbereich fungiert[5]) (woraus die Mittelstellung der Vokale zwischen Tönen und Geräuschen auch in funktioneller Hinsicht folgt). Bei hochzusammengesetzten Klängen ist eben, entsprechend der weniger scharf definierten Frequenz, die Helligkeit (und evtl. auch die Tonigkeit, s. u.) nicht so bestimmt, sie wird leichter zum neutralen Grund, auf dem die Farbe (als „Figur") hervortritt. Zugleich aber scheinen sich die nicht zueinander passenden Vokalität„valenzen" — im angeführten Beispiel die A- und U-Ähnlichkeiten — gegenseitig zu neutralisieren (wie bei den Farben die komplementären). Und so können sich bei Wellen von bestimmter Struktur die die Vokalität bedingenden physiologischen Prozesse überhaupt vernichten, so daß ein vokalitätfreies Geräusch entsteht, das erst wieder Vokalfärbung annimmt, wenn man gewisse Reizkomponenten (durch Interferenz) auslöscht[6]).

Nach ihrer Ähnlichkeit lassen sich die Vokalitäten in ein Raumschema ordnen wie die Farben. Dabei ist zu berücksichtigen, daß U von O, I von E weniger verschieden ist als O von A und E von A. U und O stehen I und E in ähnlicher Weise gegenüber wie die „kalten" Farben (Blau und Grün) den „warmen" (Gelb und Rot). Diese Tatsache, zusammen mit der schon erwähnten, daß U—Ü—I bei Schällen mit wenig ausgeprägter Vokalität (wie einfachen Tönen) leichter wahrgenommen werden, legt die Vermutung nahe, diese Reihe

[1]) Rich: Americ. journ. of psychol. Bd. 30, S. 131 ff. Stumpf, C.: Beitr. H. 8, S. 43 ff.
[2]) Köhler, W.: Ak. Unt. II, S. 126. Stumpf, C.: Beitr. H. 8, S. 44 f.
[3]) Köhler, W.: Ak. Unt. III/IV, S. 97.
[4]) Köhler, W.: Ak. Unt. III, S. 33 (S durch 2 Galtons).
[5]) Vgl. auch E. Jaensch: Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 47, S. 219. 1913.
[6]) Köhler, W.: Ak. Unt. III, S. 85.

möchte phylogenetisch älter sein als die Reihe O—Ö—E; analog wie Blau—Gelb älter ist als Grün—Rot. Dazu paßt gut, daß der Charakter der Vokale sich dem der Geräusche nähert, je mehr sie sich von A entfernen, das in diesem Sinne sozusagen der reinste Vokal ist. Zugleich hat es aber die vagste, flachste, unprägnanteste Vokalität.

Die schematische Anordnung der Vokale nach ihrer Erscheinungsweise führt auf ein Dreieck mit A an der Spitze (Abb. 150). Legt man die von hier ausgehende Höhenlinie horizontal[1]), so sind zugleich die Helligkeiten anschaulich dargestellt. Den Verhältnissen der Figur sind die Frequenzen der Formanten von Flüsterlauten (nach Stumpf) zugrunde gelegt, und zwar in der Ordinate die Ober-, in der Abszisse (nach rechts ansteigend) die Unterformanten. Dann liegen auf den Dreieckseiten die Hauptvokale mit ihren Übergängen, auf Vertikalschnitten Lautkontinua mit gleichem Unterformanten, auf Horizontalschnitten Lautkontinua gleicher Helligkeit und (von rechts nach links) zunehmender Prägnanz; die Erweiterung über die U—I-Basis hinaus führt bereits zu den „Halbvokalen". Nicht alle innerhalb des Dreiecks liegenden Laute dürften in menschlichen Sprachen anzutreffen sein; manche sind von Tieren zu hören, die dunkleren von großen (Säugern, z. B. Rind), die helleren von kleinen, besonders Vögeln, an denen man z. B. auch die sonst schwer vorstellbaren Übergangslaute zwischen S und M beobachten kann.

Tonigkeit.

Für die meisten Menschen tritt, wenn man von einem gesprochenen Vokal (z. B. A) zu einem gesungenen und weiter zu einem (gleich hohen) Stimmgabelton (z. B. c_0) übergeht, die Vokalität mehr und mehr zurück, dafür ein anderes Moment hervor: eben das, dessentwegen wir „musikalische" Schallarten allen anderen gegenüberstellen. (Schon Primitiven ist Gesang über die Alltagssprache erhoben und darum wirksamstes Kult- und Zaubermittel.) Wir wollen es „Tonigkeit" nennen. (Vgl. S. 730).

Mit der Reizfrequenz ändert sich auch die Tonigkeit, aber wieder in ganz anderer Weise als Helligkeit oder Vokalität. Zu einem gegebenen Ton lassen sich in anderen Höhenlagen Töne finden, die ihm, abgesehen von der Helligkeit, außerordentlich ähnlich sind, viel ähnlicher als nah benachbarte Töne. Die Schwingungszahlen der so gefundenen Töne verhalten sich wie $1 : 2 : 4 \ldots$, sie liegen in „Oktaven" übereinander.

Ein gepfiffenes c_2 klingt dunkler als ein auf dem Klavier angegebenes c_2, ja sogar dunkler als ein gesungenes c_1. Auch sehr „Musikalische" können sich diesem Eindruck nicht entziehn[2]). Die Tonigkeit bleibt dabei, im ersten Fall streng, dieselbe — sie hängt von der Grundperiode der Welle ab —, während die Helligkeit mit der Farbe — der Klangstruktur — wechselt. In ihren in kleinen Schritten absteigenden Gesängen machen die Papua der Torresstraße, sobald die untere Grenze des Stimmumfanges erreicht ist, einen Oktavensprung aufwärts, der offenbar nicht als Unterbrechung der melodischen Linie, sondern nur als (technisch unvermeidlicher) Registerwechsel wirkt[3]). Kinder singen Töne unter Oktaventransposition in ihrer Stimmlage nach, sobald sie überhaupt nachsingen (unter 1 Jahr)[4]). Aber nur, wenn sie „musikalisch" sind — sonst

[1]) So schon Chr. Fr. Hellwag 1781. (Neudruck hrsg. v. Victor, Heilbronn 1886.)
[2]) Stumpf, C.: Beitr. H. 8, S. 23.
[3]) Myers, Ch. S.: Rep. Cambridge Anthr. Exped. to Torres Straits Bd. 4. 1912. — v. Hornbostel: Jahrb. Musikbibl. Peters Bd. 19, S. 18 ff. 1913.
[4]) Stumpf, C.: Tonpsychol. I, S. 293; Beitr. H. 8, S. 27.

bemühen sie sich, die Helligkeit und Farbe des Musters möglichst getreu wiederzugeben, gänzlich unbekümmert um die Tonigkeit. Ebenso verhalten sich erwachsene Amusische[1]). (Daher ist die Aufgabe des Nachsingens ein gutes Prüfungsmittel der musikalischen Anlage.) Bei Tieren scheint die Oktavenähnlichkeit überhaupt zu fehlen. Wenn Hunde auf einen „Freßton" dressiert werden, ist ihnen die Reaktion auf die Oktave des gewünschten Signaltons nicht irgendwie schwerer abzugewöhnen als die auf irgendeine andere Frequenz[2]); für Unterschiede der Schallfarbe sind sie dagegen außerordentlich empfindlich — ebenso wieder Amusische —, so daß der „Freßton", auf einem anderen, wenn auch sehr ähnlichen Instrument angegeben, wirkungslos bleibt.

Daß die Erscheinungen für Tiere überhaupt nichts Toniges haben, ist, wenn auch wahrscheinlich, doch nicht zwingend bewiesen. Denn was sie hören, hat für sie offenbar nur eine Gesamteigenschaft, nicht irgendwie trennbare Momente. Darum lernen Papageien und andere Vögel vorgepfiffene Melodien in der Originaltonhöhe, die eben auch immer objektiv mitgegeben ist, und „transponieren" nicht. Dies besagt aber wiederum nichts *dafür*, daß ihre Erscheinungen Tonigkeit haben. Denn sie ändern auch die Klangfarbe des Vorbildes so wenig, als ihnen möglich, und Spötter ahmen oft Geräusche täuschend nach. Beim Nachsprechen versuchen Papageien auch die Stimmlage (Helligkeit) wiederzugeben, verhalten sich also hierbei wie Unmusikalische gegenüber nachzusingenden Tönen. Auch die „besten" Sänger untermischen die Laute, die *uns* ausgesprochen tonig erscheinen, mit vielerlei tonfreien Geräuschen, als ob für sie selbst kein wesentlicher Unterschied zwischen beiden bestünde.

Die Tonigkeit tritt bei sehr hohen, sehr tiefen und sehr kurzen Tönen auch für Musikalische stark zurück, wenn sie nicht völlig verschwindet[3]). Sie ist als das labilste, biologisch unwichtigste, entwicklungsgeschichtlich jüngste Moment an den akustischen Erscheinungen anzusehen.

Dennoch ist sie für den Psychologen von besonderem Interesse — und nicht nur als Grundlage der Musik. Denn was ist das für eine seltsame Eigenschaft, die Oktavtöne so ähnlich erscheinen läßt, daß man sie in dieser Hinsicht geradezu für identisch halten möchte, die aber beim stetigen Übergang von einem Ton zu seiner Oktave sich nicht — wie die Helligkeit oder die Vokalität — ebenso stetig in bestimmter Richtung ändert? Vergleicht man einen Ton mit einem um wenige Schwingungen höheren und sieht von der Helligkeit usw. vollständig ab, so erscheinen beide (in Hinsicht der Tonigkeit) gleich; erhöht man den zweiten Ton weiter um ein paar Schwingungen, so erscheint er (immer abgesehen von der Helligkeit usw.) mit einemmal von dem ersten völlig verschieden. Und ebenso wenn sich der Vergleichston der Oktave nähert: er ist erst dem Ausgangston extrem gegensätzlich, dann plötzlich maximal ähnlich (oder gleich).

Bei Versuchen von Rich[4]), die Unterschiedsempfindlichkeit für die verschiedenen Momente der Tonerscheinungen zu messen, ergab sich für die Tonigkeit eine bezeichnende Schwierigkeit, die passende Fragestellung zu finden; eine musikalische Vp. kam schließlich selbst darauf, unter Nichtbeachtung der Helligkeit sich zu fragen, „ob die beiden Töne derselbe seien oder nicht". Die so gefundenen Schwellen waren erheblich größer als die für Helligkeit, aber doch noch weit unter den engsten musikalisch gebräuchlichen Schritten (etwa $^1/_{10}$ Halbton).

Die Lage des Umschlagspunktes oder die Breite der Gleicheitszone hängt sehr von den Versuchsbedingungen, besonders von der Einstellung des Beobachters ab. Wird der Reizunterschied allmählich vergrößert, so kann man entweder die Auffassung „gleich" möglichst lange festhalten, sich allemal fragen: „Geht's noch?" und das geschieht auch unwillkürlich, wenn die Änderung in kleinen Stufen oder gar kontinuierlich erfolgt („einschleichender" Reiz). Ebenso

[1]) Köhler, W.: Ak. Unt. III, S. 56.
[2]) Pfungst, O. (mündliche Mitteilung); vgl. C. Stumpf: Beitr. H. 8, S. 55.
[3]) Köhler, W.: Ak. Unt. III, S. 25, 42, 45.
[4]) Rich, G. J.: Americ. journ. of psychol. Bd. 30, S. 159. 1919.

beim Absteigen mit der Auffassung „ungleich". Oder man lauert auf die Ungleichheit und fragt sich allemal: „Geht's schon?" Bei mittleren Reizunterschieden kann man die Auffassung willkürlich umschlagen lassen, aber auch die Zone, innerhalb welcher das geht, ist je nach dem Beobachter und seiner augenblicklichen Verfassung sehr verschieden breit. Ganz Analoges ergibt sich bei optischen Raumgestalten, z. B. beim Übergang von M durch ᴍ zu V.

Man kann eine gleichmäßige Folge von Lichtblitzen nicht sehen, eine gleichmäßige Klopfreihe nicht hören oder ausführen, ohne sie unwillkürlich und oft unwissentlich zu gliedern. Wodurch wir gliedern, manche Lichter oder Klopfer „betonen", andere zurücktreten lassen, ob durch (subjektive) Verlängerung, Aufhellung, Verstärkung, ist gleichgültig — meist stellen sich all solche Veränderungen zugleich ein. Wesentlich ist nur, daß die vielen Einzelnen sich zu Grüppchen, diese zu Gruppen zusammenschließen, das Ganze sich ordnet und gestaltet und so überschaubarer, faßbarer wird. Die einfachste, natürlichste Gliederung ist die nach $(2 \times 2) \times 2$ usw. (So auch bei natürlichen Vorgängen, z. B. der Eifurchung.) Wir wollen nun annehmen, *das Phänomen der Tonigkeit beruhe auf einer solchen gliedernden Gestaltung der an sich gleichmäßig periodischen zentral-physiologischen Vorgänge.*

Daß die zentralen Vorgänge periodisch sind und ihre Frequenz sehr genau mit der der Reize übereinstimmt, daß sie aber nicht wie Schwingungen superponierbar sind, geht aus den Tatsachen des zweiohrigen Hörens hervor[1]).

Das „an sich" bedarf eines Wortes der Erläuterung: Man kann sich entweder vorstellen, daß die Gliederung nicht sofort mit dem Beginn des Vorganges einsetzt — dann würde Tonigkeit erst nach einer kurzen, eventuell meßbaren Latenzzeit erscheinen; sie kommt ja auch bei stark verkürzter Reizdauer nur sehr schwach oder gar nicht zustande, und analoge „Gestaltzeiten" sind ja auch auf anderen Gebieten, z. B. beim stereoskopischen Tiefensehen, schon gefunden worden[2]).

Wie bei gehörten lassen sich auch bei getasteten Schwingungen unregelmäßige (geräuschartige) von gleichmäßig periodischen (tonartigen) unterscheiden, und auch hier haben die periodischen eine größere Latenzzeit[3]).

Oder es könnte die Gliederung erst in höheren Zentren, etwa in der Rinde, erfolgen, während subcortical der Vorgang gleichmäßig bliebe. Hieraus würde vielleicht das Zurücktreten oder Fehlen der Tonigkeit bei Tieren und Amusischen verständlich. Jedenfalls wird man eine Veränderung schon im Physiologischen fordern müssen, die auch ohne unser aktives, willkürliches Zutun sich einstellt, so daß bei hinreichender individueller Disposition und unter sonst nicht zu ungünstigen Bedingungen Tonigkeiten ebenso unmittelbar gegeben sind wie andere Gestalten auch. Über die *Art* der Veränderungen ließen sich Annahmen erst machen, wenn genauere Vorstellungen über die Vorgänge im akustischen Sektor entwickelt sein werden.

Sofern überhaupt eine Gliederung statthat, erscheint nach unserer Annahme der Schall tonig. Voraussetzung ist eine Periodizität des Vorganges: je regelmäßiger die Periodizität — je „einfacher" in diesem Sinne schon die Schwingungsform des Reizes —, desto leichter die Gliederung; darum tritt die Tonigkeit bei Geräuschen zurück. Bei „komplexen" Wellenformen muß offenbar die Grundperiode die Gliederung und damit die Tonigkeit bestimmen; darum hören wir Klänge (wenn wir nicht „Teiltöne" heraushören) in der Tonigkeit der Grundschwingung, auch wenn diese schwach ist oder fehlt[4]) (s. u. S. 720). Darum auch

[1]) Psychol. Forsch. Bd. 4, S. 72 ff. 1923.
[2]) Karpinska, L. v.: Zeitschr. f. Psychol. Bd. 57, S. 1. 1910.
[3]) Katz, D.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Erg.-Bd. 11, S. 208. 1925.
[4]) Köhler, W.: Ak. Unt. III, S. 123 ff.

liegt die Hauptstimme in den Quinten- und Quartenparallelen des frühen europäischen Mittelalters und der heutigen Naturvölker unten.

Wie aber gliedert sich der periodische Vorgang? Zunächst wohl, wie man aus den beobachtbaren analogen Fällen schließen muß, nach Vielfachen von 2. Wieweit die Unterteilung geht, wird von der Frequenz abhängen und von der „physiologischen Präsenzzeit“[1]), d. h. davon, wie viele Einzelperioden einen nicht zerfallenden Ganzverlauf bilden. Ähnlich wie man beim Zählen von Schwebungen je nach ihrer Schnelligkeit unwillkürlich Gruppen von 2, 4 oder 8 bildet. Damit könnte auch das Zurücktreten der Tonigkeit bei sehr niedrigen und sehr hohen Frequenzen zusammenhängen. Bei jenen würden zu kleine, gliederarme, bei diesen zu große, gliederreiche Gruppen in die Präsenzzeit hineinfallen. Übrigens wird die Tonigkeit auch in solchen Fällen — und auch bei Geräuschen — in einem musikalischen Zusammenhang sofort deutlicher, d. h. die vorausgehenden prägnanten Strukturen erleichtern — durch „Perseveration“ oder „Einstellung“ — die Gliederung im folgenden. Bei derselben gegebenen Frequenz wird sich übrigens die Tonigkeit nicht ändern, gleichgültig wie weit (bis zu welcher Potenz) die Gliederung geht, wenn nur das Prinzip der Gliederung (hier nach 2^n) dasselbe bleibt. Die Struktur*höhe* wird für die Ausprägung der Tonigkeit maßgebend sein, die Struktur*art* für die Qualität. Auch ein plötzlich erklingender Einzelton erscheint tonig, und zwar immer — und jedesmal von vornherein — in derselben Tonigkeit; hier wird immer die natürlichste Gliederung (nach 2^n) eintreten.

Tonverwandtschaft. Intervall.

Isolierte Einzeltöne sind aber Ausnahmen, Tonfolgen die Regel. An diesen vor allem muß sich die Theorie der Tonigkeit bewähren. Der zuerst erklingende Ton setzt schon ein bestimmtes Gliederungsprinzip, bereitet sozusagen den Boden für den folgenden. Ist dieser irgendeine Oktave des ersten, so bleibt die Gliederung der Art nach jedenfalls dieselbe, es wechselt bloß die Zahl der zu einem — mit dem früheren zeitlich gleich langen — Glied zusammengeschlossenen Unterglieder. Daher bleibt auch die Tonigkeit „dieselbe“, trotz des Umschlages der Helligkeit. Dies gilt allgemein: auch wenn der erste Ton nicht nach Vielfachen von 2, sondern von 3, 5 usw. gegliedert war (wie das in einem größeren musikalischen Zusammenhang oft vorkommen wird), bleibt doch das Gliederungsprinzip beim Übergang zu einer Oktave erhalten.

Oktaven. Gliederung nach $2 \cdot 2^n$.

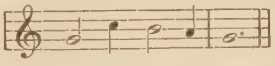
Oktaven. Gliederung nach $3 \cdot 2^n$.

Man kann sich die Zeitgestalten räumlich leicht veranschaulichen, am einfachsten an Punktreihen, die zugleich etwa die Durchgänge durch die Nullage oder irgendwelche andere äquidistante Phasen des physiologischen oder physikalischen Verlaufes bedeuten können.

[1]) Psychol. Forsch. Bd. 4, S. 120 f. 1923.

Die Reihen denke man sich beliebig verlängert; auch kommt es nicht darauf an, mit welchem Glied sie beginnen oder schließen und ob die homologen Glieder zweier Reihen sich gegeneinander verschieben (Einflußlosigkeit der Phase). Wesentlich ist nur die Gesamtstruktur, die man auch bei sukzessiver Betrachtung der verschiedenen Reihen erfassen und den anderen ähnlich oder unähnlich finden kann.

Der Gliederung nach 2 kommt an Einfachheit die nach 3 am nächsten. Daher sind (nächst den Oktaven) Quinten und Quarten vor allen übrigen Tonigkeitsverhältnissen ausgezeichnet — in einstimmiger Musik als Schritte, Motivrahmen, Transpositionsbasis[1]). (Im Rhythmischen entspricht ihnen der — ebenfalls verhältnismäßig glatte — Übergang von Duolen oder Quartolen zu Triolen oder umgekehrt.) Hinsichtlich der Tonigkeit erscheint auch ein einfacher Ton seinen Quinten und Quarten ähnlich, wenn auch nicht gleich, wie seinen Oktaven. Für die Erscheinungsweise von Quint- und Quart*schritten* ist es nun, auch abgesehen von der Helligkeits- oder Höhenänderung, nicht gleichgültig, woher man kommt: aufsteigende Quinten und absteigende Quarten wirken in der Regel wie eine Entfernung von einem Normalniveau, absteigende Quinten und aufsteigende Quarten wie ein Ans-Ziel- oder Zur-Ruhe-Kommen. So in der Tonfolge $c-g-c_1$ (oder umgekehrt) mit den Gliederungen 2×2^n, 3×2^n, 4×2^n. Die Hauptgliederung (2^n) bleibt hier dieselbe, nur die Struktur der kleinsten Unterglieder wechselt. Die Gliederung des g ist durch die des vorhergehenden c (oder c_1) vorbereitet (g in „c-Färbung“, g^c). [Die Gliederung nach 2^n soll, entsprechend dem musikalischen Sprachgebrauch, „tonisch“ heißen, der Ton, dessen Gliederung im Zusammenhang die anderer Töne bestimmt (samt seinen Oktaven), „Tonika“, der hierdurch begründete Strukturzusammenhang selbst „Tonalität“.] Ganz anders bei der Folge $g-c_1-g_1$, wenn nicht durch den musikalischen Zusammenhang $\mathfrak{C}$[2]) schon als „Tonika“ ausgezeichnet und in seiner Struktur (nach 2×2^n) festgelegt ist. Denn wenn $\mathfrak{G}$ nach 2×2^n gegliedert ist, ergibt sich beim Übergang zu $\mathfrak{C}$ eine eingreifende Strukturänderung, um so eingreifender, je weiter die Untergliederung von $\mathfrak{G}$ geht (je größer n), d. h. je ausgeprägter die $\mathfrak{G}$-Tonalität ist. (Für $n = 0$ wird die kleinste umzubauende Gruppe schon 6gliedrig, für $n = 1$ 12gliedrig usf.) Da die Gliederung von $\mathfrak{G}$ keine vorbereitende Bestimmung gibt, wird sich $\mathfrak{C}$ ebenfalls „tonisch“ (nach 2^n) gliedern, der Schritt daher wie ein „Wechsel der Tonika“ wirken. Damit erfährt aber $\mathfrak{G}$ leicht eine nachträgliche Umdeutung, als ob es gar nicht Tonika gewesen wäre, sondern Unterquarte („Dominante“), wie in jenem ersten Fall. Wo aber der musikalische Zusammenhang den Schwerpunkt wirklich dauerhaft auf $\mathfrak{G}$ legt, da wirkt $\mathfrak{C}$ als Ausweichung und Spannung, die nach dem Ausgangspunkt zurückverlangt, z. B. in



(Dies hängt offenbar zusammen mit der Frage, warum Musiker öfters die Quarte als „dissonant“ bezeichnen. Es sei aber ausdrücklich betont, daß hier vorerst vom rein Melodischen die Rede ist, das nicht aus Erfahrungen an Mehrklängen abgeleitet oder durch hinzugedachte Harmonisierung gedeutet werden darf.)

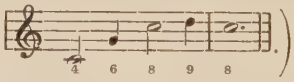
Quint oberhalb, Quart unterhalb der Tonika.

Quart oberhalb, Quint unterhalb der Tonika.

[1]) v. Hornbostel: Jahrb. Musikbibl. Peters Bd. 19, S. 21 ff. 1913.

[2]) Nach dem Vorgange Stumpfs werden Töne, abgesehen von ihrer Oktavlage, mit Frakturbuchstaben bezeichnet.

In der reinen Melodik der Völker, die keine Mehrstimmigkeit kennen,werden alle Intervalle, die merklich enger sind als die Quarte, unterschiedslos gebraucht. Sie sind die melodischen „Schritte" κατ' ἐξοχήν, nur noch durch ihre Weite (Distanz) unterschieden, die sich ihrerseits nach der Melodiegestalt richtet, aber meist, wie schon Helmholtz[1]) bemerkt hat, in weiten Grenzen variabel ist. Tonal erscheinen sie alle, auch die „Terzen", gleichermaßen als Übergang zu einem gegensätzlichen Nachbarn und dadurch als Fortschritt, nicht als Registerwechsel wie Oktaven, Quinten und Quarten. In der Tat sind die Verhältnisse 4 : 5, 5 : 6, 6 : 7 hinsichtlich der Umgliederung nicht bevorzugt vor 7 : 8, 8 : 9, 9 : 10 usw. Schon 5 und 7 sind offenbar als Ganzgruppen labil — im Rhythmischen auch phänomenal schwer faßbar —, und die Gliederung wird sich schwer einstellen und leicht in eine einfachere (namentlich die tonische, nach 2^n) übergehen. (In gewissen Zusammenhängen könnte 8 : 9 näherliegen als die anderen Sekunden, z. B. in



Dazu kommt wieder die Schwellentatsache: Je komplizierter die Gliederungen und je ähnlicher die Distanzen werden, um so weniger unterschiedlich werden — schon physiologisch — die Intervalle.

Bei jeder Zweitonfolge sind ein quantitatives Moment, die Schrittweite oder Distanz, und ein qualitatives, die „Intervallfarbe", zugleich gegeben; beide hängen vom Frequenzverhältnis der Reize ab. Dieses bestimmt also die Gesamterscheinung „Intervall" (s. o. S. 708). Die Distanz ändert sich mit dem Frequenzverhältnis kontinuierlich (wie die Helligkeit, Höhe usw.), die Intervallfarbe nicht (wie die Tonigkeit). Unter den Intervallqualitäten gibt es von vornherein ausgezeichnete, unter den Distanzen nicht. Die Unterschiedsempfindlichkeit für Distanzen ist erheblich feiner als die für Intervallfarben. Bei Verkürzung der Reizdauer tritt die Intervallfarbe[2]) zurück oder verschwindet, die Distanz bleibt; jene bedarf also einer gewissen Zeit zu ihrer Ausbildung. Auch in diesen Beziehungen verhalten sich also Distanz und Intervallfarbe wie Helligkeit und Tonigkeit. Wie nun die Distanz auf einer Änderung des Helligkeitsniveaus, so beruht nach unserer Annahme die Intervallfarbe auf einer Änderung der Struktur, die das physiologische Korrelat der Tonigkeit bildet. Je nachdem diese Änderung sich glatter oder gewaltsamer vollzieht, nennen wir die Töne, zwischen denen sie stattfindet, verwandt oder fremd. Die *Verwandtschaft* ist aber *weder durch das Verhältnis der Schwingungszahlen allein noch durch das Verhältnis der Strukturen allein bestimmt: beide Verhältnisse müssen zueinander passen.* Demselben Frequenzverhältnis können je nach Umständen verschiedene Strukturverhältnisse zukommen, wie oben an dem Beispiel 3 : 4 gezeigt wurde. Dasselbe Beispiel lehrte, daß selbst bei gleichbleibendem Strukturprinzip (2^n) die Töne einander fremd erscheinen können. Verwandt dagegen nur dann, wenn die von dem Frequenzverhältnis verlangte Strukturänderung der bereits bestehenden (Feld-)Struktur angepaßt ist. Unter Voraussetzung solchen Zusammenpassens lassen sich einige Regeln zur Bestimmung des Verwandtschaftsgrades angeben:

1. Als nächstverwandt müssen Strukturen mit gleichem und einheitlichem Gliederungsprinzip gelten, also Gliederungen nach 2^n oder 3^n usf.

Innerhalb solcher „reinen Linien" mag man noch nach dem Grad der Gliederung (n) abstufen und z. B. einen Ton seiner Oktave näher verwandt finden (wie Mutter und Kind) als seiner Doppeloktave (wie Großmutter und Enkel). Danach würden Oktaven, auch hinsichtlich der Tonigkeit, einander nur sehr ähnlich, aber nicht identisch. Diese Betrachtungs-

[1]) v. Helmholtz: Tonempf., 6. Aufl., S. 422 f.

[2]) Ebenso die Konsonanz von Zweiklängen. Stumpf, C.: Beitr. H. 4, S. 24.

weise ist sicher berechtigt, namentlich im Hinblick auf die Linie $3^0 : 3^1 : 3^2$, aber praktisch kaum von Belang, da die rasch zunehmende Distanz ihrerseits die Ähnlichkeit der Töne und Intervalle abschwächt und ferner, weil der Grad der Gliederung beim einzelnen Ton ja nicht festgelegt ist (s. o.), also beim Übergang zur Oktave u. U. tatsächlich unverändert bleiben kann (z. B. $2 \cdot 2^2 : 4 \cdot 2^2$ statt $2 \cdot 2^2 : 2 \cdot 2^3$).

2. Strukturen sind um so näher verwandt, je niedriger die die Gliederung bestimmenden Primzahlen. $2^n : 3^n \gtrsim$ (näher verwandt als) $2^n : 5^n$; $2 \cdot 2^n : 3 \cdot 2^n \gtrsim 2 \cdot 2^n : 5 \cdot 2^n$. Vermutlich gehen die gliedernden Primzahlen nicht über 7 hinaus.

3. Es kommt mehr auf die höhere als auf die Untergliederung an: $3 \cdot 2^1 : 5 \cdot 2^1 \gtrsim 2 \cdot 3^1 : 2 \cdot 5^1$; $3 \cdot 2 \cdot 2^1 : 2 \cdot 3 \cdot 2^1 \gtrsim 2 \cdot 3 \cdot 2^1 : 2 \cdot 2 \cdot 3^1$. (Dieser Satz ist besonders geeignet, das Wesen der Strukturtheorie gegenüber anderen, auf bloßen Zahlenverhältnissen aufgebauten, klarzumachen. Die Tonigkeit ist in dem letzten Beispiel „an sich" immer dieselbe; welche der verschiedenen Strukturen eintritt, hängt lediglich vom Zusammenhang ab.)

Konsonanz.

Die Erscheinungen bei Zusammenklängen weisen gegenüber denen von Einzeltönen und Tonfolgen mancherlei neue Züge auf, unter denen das Phänomen der „Konsonanz", das schon den Griechen ein Problem war, wegen seiner besonderen Bedeutung für die europäische Musik seit dem Ausgange des Mittelalters das größte Interesse und die eingehendsten theoretischen Erörterungen und experimentellen Untersuchungen hervorgerufen hat (s. u. S. 723). Die phänomenologische Grundfrage lautet: Welches ist das Moment, nach dem wir Zweiklänge in eine Reihe ordnen, die von der Oktave als dem einen Grenzfall zu „Sekunden" und „Septimen" als gegensätzlichen Grenzfällen abgestuft verläuft?

Unmittelbar gegeben ist ein Mehrklang als Gesamterscheinung. Erst die Vergleichung unter möglichst genauer Beobachtung der Vergleichungsgrundlage ergibt die verschiedenen „Seiten" der Erscheinung; sie führen zu mehr oder weniger verschiedenen Reihenanordnungen[1]). Welche Anordnung ist die „richtige"? Welche Seite ist die wesentliche für die Konsonanz?

Drei Momente scheiden zunächst aus: Erstens Wohlgefälligkeit und andere Gefühlswirkungen, die von Zeitalter zu Zeitalter, von Kultur zu Kultur und von Person zu Person schwanken. Zweitens Rauhigkeit, die, durch Schwebungen bedingt, künstlich zugefügt oder (durch Verteilung der Töne an beide Ohren) beseitigt werden kann[2]). Drittens Klangbreite (s. o. S. 708), die eine Reihenordnung ganz anderer Art bedingt und bei Zweiklängen von annähernd gleichem Konsonanzgrad (z. B. Oktave — Doppeloktave, Terzen — Sexten, Sekunden—Septimen) sehr stark variieren kann.

Was bleibt, läßt sich wohl am besten als Mehr oder Minder des *Zusammenpassens* der Töne beschreiben; extremes Nichtzusammenpassen auch positiv als Widerstreit. [Symphonie = Zusammenklingen, Diaphonie = Auseinanderklingen bei den Griechen; Harmonie, von *ἁρμόττειν*, zusammenpassen, schon bei Plato[3])]. Phänomenal ist aber das Zusammenpassen nur dann *als solches* gegeben, sofern der Klang irgendwie als, wenn auch noch so einheitlicher, Komplex erscheint. Sonst zeigt sich an der Erscheinung nur die *Wirkung* eines Zu-

---

[1]) Malmberg, C. F.: Perception of Consonance and Dissonance. Psychol. Mon. Bd. 25, Nr. 2, S. 93. 1918. — Pratt, C. C.: Some Qualitative Aspects of Bitonal Complexes. Americ. journ. of psychol. Bd. 32, S. 490. 1921.

[2]) Stumpf, C.: Konsonanz und Dissonanz. Beitr. H. 1. 1898.

[3]) Stumpf, C.: Geschichte des Konsonanzbegriffes. Abh. d. bayr. Akad. d. Wiss., 1. Kl., Bd. 21, S. 13f. 1897.

sammenpassens, die als Einheitlichkeit, Einfachheit, Ausgeglichenheit, Geschlossenheit oder deren Gegensätze charakterisiert werden kann. In vielen Fällen ist es möglich, bei gleichbleibender Reizgegebenheit die Verhaltensweise willkürlich zu wechseln und bald das Zusammenpassen der Komplexteile, bald die Einheitlichkeit usw. der unanalysierten Gesamterscheinung zu beobachten; daß deren Grade unter beiden Umständen einander entsprechen, führt eben zu der Überzeugung, daß beide Erscheinungsweisen dieselbe Grundlage haben.

Analog läßt sich bei Tonfolgen entweder an dem einheitlichen Phänomen „Tonschritt" die Glätte des Überganges oder an dem Phänomen „Tonpaar" unmittelbar die Verwandtschaft der Töne, diese ebenfalls als ein Zusammenpassen, beobachten. Hier werden aber die Grade der beiden Erscheinungsweisen nicht immer übereinstimmen, da das zweite (darum oben nicht erwähnte) isolierende Verhalten u. U. andere Bedingungen setzt, den Einfluß des Vorangegangenen abschwächt oder aufhebt u. dgl. Beim (einzelnen) Zusammenklang fällt *dieser* Unterschied natürlich fort.

Die für die Tonigkeit und Tonverwandtschaft aufgestellte Hypothese läßt sich nun zwanglos auch auf die Zusammenklänge anwenden. Dem phänomenalen Zusammenpassen wird ein Zusammenpassen der Strukturen der zentral-physiologischen Prozesse[1]), der Einheitlichkeit der Gesamterscheinung die Einheitlichkeit der physiologischen Gesamtstruktur entsprechen.

Etwas der Konsonanz Analoges läßt sich auch bei Vibrationsempfindungen beobachten: die Zinken der schwingenden Gabeln 55 und 110, mit zwei benachbarten Fingerkuppen gleichzeitig leise berührt, geben einen ganz anderen Eindruck als die der Gabeln 55 und 100; jener läßt sich diesem gegenüber nicht anders denn als innigeres Zusammenpassen, größere Einheitlichkeit, Geschlossenheit, Sanftheit, kurz Konsonanz beschreiben und auch unwissentlich sicher erkennen. Im (möglichst pausenlosen) Nacheinander hat man bei der Oktave den Eindruck des reibungsloseren Überganges, aber dieser ist nicht mehr so deutlich wie der der Konsonanz. Eine Ähnlichkeit oder Unähnlichkeit (abgesehen vom Helligkeitsunterschied) bei isoliert — mit längerer Zwischenpause — gebotenen Reizen läßt sich überhaupt nicht beobachten. Freilich ist gegenüber Vibrationsempfindungen wohl jeder Mensch zunächst „unmusikalisch".

Die Reihenfolge, in die sich die Zweiklänge nach ihrem Konsonanzgrad ordnen, muß zunächst empirisch bestimmt werden. Dabei ergeben sich allerhand Schwierigkeiten, besonders durch die Wirkung der obengenannten drei Faktoren, von denen abgesehen werden soll.

Nicht nur musikalisch begabte Beobachter müssen selbst im Laboratoriumsversuch vor den Einflüssen der musikalischen Erfahrung und der durch sie bedingten Gefühlswerte auf der Hut sein; sie sind bei sogenannt Unmusikalischen oft noch gefährlicher, da sie sich unbemerkt einschleichen. Die Häufigkeit der Verwechslung mit dem Einklang gibt zwar ein objektives Maß der Einheitlichkeit, das gerade an unmusikalischen Versuchspersonen zu gewinnen ist (Stumpf), aber feinere Unterschiede sind auf diese Weise nicht zu erzielen. Die Rauhigkeit von Schwebungen läßt — auch ohne theoretisches Wissen — Klänge uneinheitlich erscheinen, ebenso vermindert die getrennte Lokalisation rechts und links die Einheitlichkeit des unmittelbaren Eindruckes. (Systematische Versuche mit dichotischen Klängen fehlen noch.) Unzweifelhaft nimmt die Einheitlichkeit mit wachsender Klangbreite ab, und es ist daher in vielen Fällen schwer zu entscheiden, wodurch eine phänomenale Uneinheitlichkeit eigentlich bedingt ist; dies ist namentlich bei Zweiklängen über die Oktave hinaus der Fall[2]). Zu diesen Schwierigkeiten kommen noch andere: die Einheitlichkeit nimmt zu mit der Abschwächung des einen Reizes — Mehrklänge gehen ja kontinuierlich in Klänge über —, sie ändert sich mit der Klangfarbe[3]). Aus der Beobachtung der Einheitlichkeit allein wird sich daher nichts Sicheres über die Konsonanzgrade ermitteln lassen; unmittelbare Beobachtung des Zusammenpassens der Komplextöne muß hinzukommen und das letzte Wort behalten.

Einigkeit herrscht unter den Experimentatoren und Theoretikern über die Reihe der Konsonanzgrade der Zweiklänge (innerhalb der Oktave) im groben: Oktave, Quinte, Quarte, Terzen und Sexten, Triton 5:7, Septimen und Sekunden.

[1]) Ähnlich schon Köhler: Ak. Unt. III, S. 131.

[2]) Stumpf, C.: Neueres über Tonverschmelzung. Beitr. H. 2, S. 14ff. 1898.

[3]) Stumpf, C.: Zum Einfluß der Klangfarbe auf die Analyse von Zusammenklängen. Beitr. H. 2, S. 168. 1898.

Auch darüber, daß in dieser Reihe die Konsonanz allmählich ab- und die Dissonanz allmählich zunimmt. Diese Ausdrücke bezeichnen Gegensätze wie Weiß und Schwarz, aber nicht zwei sich ausschließende Klassen. Die Gegensätze sind, wenn auch nicht stetig, wie die Enden der Graureihe, so doch durch Zwischenstufen verbunden, und ein Trennungsstrich ließe sich nicht ohne Willkür setzen.

Man mag die mittleren Stufen zu einer dritten (Übergangs-)Gruppe zusammenfassen, besonders benennen [Krügers „neutrale Sonanzen“[1]), Watts „Paraphonien“[2])] und ihre Eigentümlichkeiten aufzeigen. Doch bleibt auch dabei die Teilung willkürlich: soll man die Quarte zu den Konsonanzen, den Triton 5 : 7 zu den Dissonanzen, oder beide zu den Neutralen rechnen? Andere könnten mit demselben Recht neutrale Zonen zwischen den 3 Gruppen verlangen usw., und der Grenzstreitigkeiten gäbe es kein Ende. Sicher ist die Kluft zwischen manchen Stufen (z. B. zwischen Oktave und Quinte) tiefer als zwischen anderen (z. B. großer und kleiner Sext), aber ist schon die Abschätzung dieser deutlichen Unterschiede schwer, so wird sie vollends unmöglich z. B. bei den zahlreichen „Sekunden“ und „Terzen“, die sich allenfalls nach ihrem Konsonanzgrad unterscheiden und in die Reihe einordnen ließen. Allenfalls könnte man von der Gesamtheit der Zweiklänge, die sich überhaupt noch hinsichtlich ihres Konsonanzgrades (direkt) vergleichen und ordnen lassen, alle übrigen abscheiden. Die Zweiklänge der ersten Gruppe wären dadurch gekennzeichnet, daß die Töne doch irgendwie „zusammenklingen“ — die Strukturen zusammenpassen — und müßten dann auch in diesem weiteren Sinne konsonant genannt werden. Die „Dissonanzen“ würden dann mit den — musikalisch „nicht brauchbaren“ — „verstimmten“ Konsonanzen zusammenfallen. Diese Disjunktion wäre wenigstens in den Erscheinungen begründet, wenn sie auch nicht dem Sprachgebrauch entspricht.

Die feinere Ordnung der Terzen und Sexten, der Sekunden und Septimen und der zwischen diesen beiden Gruppen liegenden „Siebenerintervalle“ (Septime 4 : 7, Triton 6 : 7, Terz 6 : 7 und ihrer „Umkehrungen“) fällt je nach den Beobachtungsbedingungen und den theoretischen Annahmen verschieden aus. Die Strukturhypothese braucht daher zunächst nur der gesicherten Grobanordnung zu genügen. Diese ergibt sich aber ohne weiteres aus den oben für die Strukturverwandtschaft angegebenen Regeln, wenn man berücksichtigt, daß bei einem Mehrklang die Hauptgliederung durch die gemeinsame Grundperiode (im Sinne der 3. Regel) gegeben ist.

Die Grundperiode kann, aber muß nicht objektiv durch den tiefsten Ton des Mehrklanges oder einen Differenzton gegeben sein. Sofern solche Differenztöne vorhanden sind, betonen sie die Struktur und tragen dadurch zur *Ausprägung* der Konsonanz bei. Aber sie können fehlen, ohne daß sich dadurch die Art der Struktur und der durch diese bestimmte Konsonanz*grad* ändern[3]).

Ganz Entsprechendes gilt von den Obertönen von Klängen, die Helmholtz für die Konsonanzerscheinungen verantwortlich machte. *Wenn* sie da sind und sofern sie zusammenfallen, also verstärkt da sind, erhöhen sie die Prägnanz der Gesamtstruktur und damit die Festigkeit, Geschlossenheit und Einheitlichkeit der Erscheinung, nicht aber den Konsonanzgrad. (Es ist so, als würden in unsern Figuren die Punkte mehr geschwärzt oder sonstwie stärker ausgezeichnet, aber *dieselben* Punkte, die schon ohnedies hervorgehoben sind.)

Ein analoges Verhältnis endlich besteht schon zwischen einfachen Tönen und Klängen, die ja physikalisch nichts anderes sind als Mehrklänge mit besonderer Energieverteilung: die Struktur ist bei Klängen schon objektiv vorgegeben, die Tonigkeit ist deutlicher bei scharfen und reichen Klängen als bei Sinustönen, noch deutlicher bei (unanalysierten) Oktavenzusammenklängen. Leute mit wenig sicherem „absoluten Tonbewußtsein“ erkennen leicht die

[1]) Krüger, F.: Wundts Psychol. Stud. Bd. 1, S. 305ff.; Bd. 2, S. 205ff.; Bd. 4, S. 201ff. 1908; Bd. 5, S. 294ff. 1910.

[2]) Watt, H. J.: The Foundations of Music, S. 155ff. 1919.

[3]) Krüger, F.: Differenztöne und Konsonanz. Arch. f. d. ges. Psychol. Bd. 1, S. 205ff.; Bd. 2, S. 1ff. 1903; Theorie der Konsonanz. Wundts Psychol. Stud., s. Fußnote [1]). — Stumpf, C.: Beitr. Bd. 4, S. 90ff.; Bd. 5, S. 1ff.; Bd. 6, S. 151ff.

„Tonart" eines Musikstücks, einer einstimmigen Melodie, eines Durdreiklangs, auch wenn sie gegenüber Einzelklängen, besonders obertonarmen, ratlos sind.

In Instrumentalklängen ist der Grundton oft physikalisch und, wenn es gelingt, ihn herauszuhören, auch phänomenal außerordentlich schwach. [Dabei erscheint die Tonigkeit öfters um Oktaven nach unten verschoben[1])]. Die Struktur der Klänge ruht eben auf der gemeinsamen Grundperiode, auch wenn diese — physikalisch und physiologisch — nur in ihren Vielfachen vorhanden ist.

Die feineren Unterschiede des Konsonanzgrades, wie sie aus den Regeln für die Strukturverwandtschaft folgen, sind zwar phänomenal nicht so deutlich, widersprechen aber wenigstens den bisherigen Beobachtungen nicht. Der Struktur nach ist z. B. die große Terz 4 : 5 konsonanter als ihre Umkehrung, die kleine Sext 5 : 8, weil dort die Hauptgliederung, hier eine Untergliederung (nach 2^n) die einfachere ist (Regel 3). Aus demselben Grund ist dagegen die kleine Terz 5 : 6 weniger konsonant als die große Sext 3 : 5. Aus Regel 2 folgt ferner: 4 : 5 konsonanter als 3 : 5, und 5 : 8 konsonanter als 5 : 6. Endlich ist 3 : 5 konsonanter als 5 : 8 (Regel 3 und 2). Daraus ergibt sich die (absteigende) Reihe 4 : 5, 3 : 5, 5 : 8, 5 : 6, die mit den von Pear[2]) und Malmberg[3]) empirisch gefundenen übereinstimmt. (Die Fragestellung in der betreffenden Versuchsreihe Malmbergs ging auf „blending", dessen Definition — „a seeming to belong together, to agree" — mit meiner Bestimmung der Konsonanz als Zusammenpassen übereinkommt.) Wenn die Septime 4 : 7 konsonanter gefunden wird als die kleine Sext 5 : 8[4]), so wird das (aus Regel 3) ebenfalls begreiflich.)

Theoretisch (nach Regel 2) könnte die Sekunde 8 : 9 sehr wohl konsonanter sein als die Terz 4 : 5, ja sogar (nach Regel 3) konsonanter als die Quarte 3 : 4. Systematische Versuche — bei denen die oktavenerweiterten Zweiklänge verglichen werden müßten, um Schwebungen zu vermeiden — liegen noch nicht vor, gelegentliche Beobachtungen scheinen *für* die Annahme zu sprechen. So würden auch die Sekundenparallelen begreiflich, die neben Quinten- und Quartenparallelen im Zwiegesang bei manchen Völkern üblich sind.

Dieselbe Betrachtungsweise läßt sich wie auf Zweiklänge auch auf Drei- und Mehrklänge anwenden. Bei diesen wird nach dem oben Gesagten die Konsonanzerscheinung meist ausgeprägter sein. Der Konsonanzgrad ist aber durch das Zusammenpassen aller Beteiligten — phänomenal aller Töne, theoretisch aller Strukturen —, also immer durch die Gesamtstruktur bestimmt und läßt sich nicht aus den Konsonanzgraden der Zweiklänge ableiten. Die Dreiklänge 2 : 3 : 4 und 3 : 4 : 6 „enthalten" beide die Oktave, Quinte, Quarte, und beide nur Gliederungen nach 2^n und 3^n. Dennoch ist der erste konsonanter, weil die Hauptgliederung (2^n) die einfachere ist.

Hält man die Tonigkeit von Oktavtönen für identisch, nicht nur für nächstverwandt (S. 716 f.), so muß man folgerichtig den gleichen Konsonanzgrad annehmen für einen Zweiklang und seine Oktavenerweiterungen. [Empirisch läßt sich dies indes schwer verifizieren[5])]. Dann sind auch Oktavenverdopplungen in Mehrklängen für den Konsonanzgrad belanglos (nicht aber für die Prägnanz, noch für die Einheitlichkeit).

Der Durdreiklang 4 : 5 : 6 ist nach der Gesamtstruktur (theoretisch) konsonanter — in der Erscheinung mindestens stabiler — als seine Umkehrungen. Der Quartsextakkord 3 : 4 : 5 ist dem Sextakkord 5 : 6 : 8 zwar darin überlegen, daß die Gliederungszahlen mit der Frequenz regelmäßig steigen, die niedrigste

[1]) Köhler, W.: Ak. Stud. III, S. 128 f.

[2]) Pear, T. H.: Differences between major and minor chords. Brit. journ. of psychol. Bd. 4, S. 56. 1911.

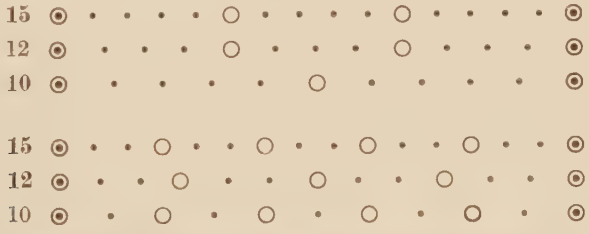
[3]) Malmberg, C. F.: Perception of Consonance and Dissonance. Psychol. Mon. Bd. 25, Nr. 2, S. 93. 1918. — Pratt, C. C.: Some Qualitative Aspects of Bitonal Complexes. Americ. journ. of psychol. Bd. 32, S. 490. 1921.

[4]) Preyer, W.: Ak. Unt. 1879, S. 64. — Krüger, F.: Arch. f. d. ges. Psychol. Bd. 1, S. 219. 1903.

[5]) Stumpf, C.: Beitr. H. 1, S. 78 ff.; H. 2, S. 14 ff. 1898.

Gliederung daher dem Grundton zukommt; andererseits ist bei ihm die einfachste Gliederung (2^n) in der Mitte versteckt — weshalb er wohl besonders labil erscheint —, während sie im Sextakkord dem höchsten, exponierten Ton angehört. Eine Untergliederung nach 2 ist in der Grundform des Dreiklanges den beiden Außentönen, im Sextakkord den beiden oberen gemeinsam, im Quartsextakkord fehlt sie wahrscheinlich ganz (da die Gesamtstruktur dann einfacher wird). Auch diese Struktureigenheiten werden sich in der Festigkeit der Gesamterscheinung geltend machen.

Beim Molldreiklang 10 : 12 : 15 und seinen Umkehrungen werden die Verhältnisse schon bedeutend komplizierter. Hier soll nur noch *eine* Folgerung aus der Strukturtheorie erläutert werden. Wie bei Tonfolgen können auch bei Zusammenklängen bei gleichen Frequenzverhältnissen verschiedene Strukturverhältnisse bestehen. So kann der Grundton des Molldreiklangs 10 nach $2 \cdot 5^1$ oder nach $5 \cdot 2^1$ gegliedert sein, 12 nach $2 \cdot 2 \cdot 3^1$ oder $3 \cdot 2^2$ oder $2 \cdot 3 \cdot 2^1$ usw. Welche Gliederungen eintreten, wird erstens abhängen von der Konstellation aller beteiligten Töne, einschließlich der Differenztöne, zweitens aber vom musikalischen Zusammenhang, also den vorangegangenen (und beim praktischen Musizieren auch den nachfolgenden, im Bewußtsein antezipierten) Strukturen. Innerhalb der 𝔈-Tonalität (z. B. beim Wechsel von Dur und Moll) wird für den Dreiklang e—g—h die Gliederung des e ($5 \cdot 2^1$) und h ($5 \cdot 3^1$) bestimmend sein, in der 𝔊-Tonalität die Gliederung des g ($3 \cdot 2^2$) und h ($3 \cdot 5^1$). Die Struktur des dritten Tones wird sich, so gut sie kann, dem Ganzen anpassen.



Neben der *Ein*passung einer Teilstruktur in eine bereits vorgebildete (oder sonstwie herrschende) Feldstruktur gibt es aber auch *An*passung von Strukturen aneinander. Solche Angleichungen sind auf den verschiedensten Erscheinungsgebieten beobachtet und z. T. — namentlich im Optischen — schon genauer untersucht worden. Vielleicht führen sie einmal zu einer allgemeinen Theorie der Schwellentatsache. Sie machen jedenfalls verständlich, daß der Konsonanzgrad bei kleineren Abweichungen von den einfachen Frequenzverhältnissen erhalten bleibt, obwohl physikalisch gerade dabei die kompliziertesten Schwingungsverhältnisse entstehen. Bei den zentralen Vorgängen handelt es sich aber, wie schon betont wurde, nicht um Schwingungen und deren Überlagerungen, daher denn auch keine zentralen Schwebungen auftreten und Phasenverschiebungen für die Farbe von Klängen und die Konsonanz von Zusammenklängen belanglos bleiben, wie für die Verwandtschaft aufeinanderfolgender Töne (s. o. S. 715). Die Anpassung der Strukturen setzt auch keineswegs eine zentrale Änderung der *Frequenzen* voraus. Die Töne 200 und 401 geben eine gute Oktavenkonsonanz offenbar deshalb, weil die Strukturen 2^n und 2^{n+1} auch bei ihnen

noch gut zusammenpassen, ja, wie die Beobachtung lehrt, sogar besser als bei 200 und 400.

Oktaven (und auch andere Konsonanzen) müssen, um optimal zu erscheinen, im Zusammenklang ein wenig, in der Sukzession recht erheblich vergrößert werden. Die geforderte Verstimmung des einfachen Frequenzverhältnisses nimmt mit der Erweiterung des Intervalls und der Erhöhung der Frequenz zu[1]). Die bisher ganz unerklärte Tatsache hat vielleicht ihr Analogon in der „Überschätzung ausgefüllter Strecken": eine Punktreihe erscheint länger als der Abstand der isolierten Endpunkte.

. . . . . .

Auch eine Klopfreihe erscheint, bei objektiv gleichem Tempo, langsamer in Sechzehnteln als in Vierteln und man hat bei der Ausführung die Tendenz, mit der Untergliederung auch das Tempo zunehmen zu lassen. So mag auch die stärkere Untergliederung der höheren Oktaven wie eine Verlängerung der Perioden wirken und eine scheinbare Vertiefung des Oktavtones und damit eine scheinbare Verengerung des Intervalls zur Folge haben; und dies um so mehr, je fester der Zusammenhang der Töne, also je größer die Tonverwandtschaft oder die Konsonanz ist[2]).

Wie kleine Verstimmungen eben merklich sind, hängt von der Festigkeit des Strukturzusammenhanges ab: die Schwelle ist höher, die Empfindlichkeit für Verstimmungen also geringer, bei Simultan- als bei Sukzessiv-Tonpaaren[3]) (wie auf anderen Gebieten auch); höher bei obertonreichen Klängen als bei einfachen Tönen[4]); höher bei vollkommenerer als bei geringerer Konsonanz[2]); höher bei Drei- und Mehrklängen als bei Zweiklängen.

Wie bei Tonfolgen ist auch bei Zusammenklängen das auf der Helligkeit beruhende Moment (Klangbreite s. o. S. 708) von dem auf der Tonigkeit beruhenden (Konsonanz) schwer zu trennen. Daher sind die Schwellen immer von beiden zugleich bestimmt — eine Trennung war in den bisherigen Versuchen nicht angestrebt —, und man kann nur vermuten, daß die Breite — wie die Distanz bei Tonfolgen und die Helligkeit bei Einzeltönen — das feinere Kriterium ist und als solches unwillkürlich bevorzugt wird, wenn nach kleinsten Unterschieden gefragt ist, und daß die Breite um so reiner wirksam ist, je weniger ausgeprägt die Konsonanz ist. Hierauf dürften denn auch die erwähnten Unterschiede der Schwellen größtenteils beruhen. Es kommt aber noch ein dritter Faktor hinzu: die musikalische Erfahrung. Die Festlegung bestimmter Töne auf Musikinstrumenten, die hierdurch erst geschaffene praktische Bevorzugung bestimmter Intervalle (außer Oktaven, Quinten und Quarten) führt zu benamsten Begriffen[5]) („*c*", „große Terz"). Um solche handelt es sich beim „absoluten Tonbewußtsein" und beim „Intervallbewußtsein". Man kann dann untersuchen, um wieviel ein „*a*" von 435 Schwingungen erhöht werden darf, ohne als „*ais*", um wieviel eine „kleine Terz" in der Sukzession oder im Zusammenklang vergrößert werden kann, ohne als „große" zu erscheinen. Solche „historische Qualitäten" (Stumpf) erweisen sich nun als außerordentlich dehnbar, von der Versuchsanordnung, der Einstellung und natürlich den individuellen Bedingungen in hohem Maße abhängig. (Man kann z. B. einen objektiv großen u. U. noch als „kleinen Terzschritt", einen Tritonus noch als „Quarte" hören.)

Musikalische Beobachter werden auch bei Versuchen, die auf andere Probleme gerichtet sind, sich schwer von ihren Gewohnheiten ganz frei machen können. Für Geiger ist z. B. die reine Quinte 2 : 3 auch die beste[6]).

[1]) Stumpf, C.: Beitr. H. 2, S. 125ff. — Maltzew, C. v.: Zeitschr. f. Psychol. Bd. 64, S. 213ff. 1913. — Köhler, W.: Ak. Unt. III, S. 3f.

[2]) Stumpf, C. u. M. Meyer: Beitr. H. 2, S. 130.

[3]) Stumpf, C.: Beitr. H. 1, S. 55; H. 2, S. 129.

[4]) Stumpf, C. u. M. Meyer: Beitr. H. 2, S. 131.

[5]) Damit sind hier selbstverständlich nicht logische Kategorien, sondern Bewußtseinstatsachen gemeint, deren psychologische Analyse hier nicht gegeben werden kann.

[6]) Stumpf, C.: Beitr. H. 2, S. 127.

Es ist natürlich möglich, die Zahl der durch Erfahrung und Übung festgelegten Begriffe zu vermehren. Wenn die jüngsten Bestrebungen, unser Tonsystem zu einem 24stufigen auszubilden, sich durchsetzen sollten, so werden neue Töne, wie „$+c$“, und neue Intervalle, wie die „neutrale Terz“, zum Bestande des musikalischen Bewußtseins gehören und die alten Begriffe ihren Umfang entsprechend einschränken.

Das Erkennen von Tönen und Intervallen wird durch ihre Namen zwar erleichtert, nicht aber erst ermöglicht. Es könnte jemand z. B. die Einrichtung einer Klaviatur ohne die Ton- und Intervallnamen kennen und an den Tasten zeigen, was ihm vorgesungen worden ist.

Noch eine andere Erscheinungsweise der Mehrklänge ist mit der musikalischen Praxis und daher mit dem wechselnden Schicksal und der Entwicklungsgeschichte der Kulturen verbunden. Die Reihenfolge der Konsonanzgrade zwar ist seit dem Altertum dieselbe geblieben und würde sich wahrscheinlich bei allen Menschen, soweit sie geprüft werden kann, als gleich herausstellen. Die *relative* Einfachheit der Strukturen ist eine rein naturwissenschaftliche Tatsache wie die Ordnung der Töne nach ihrer Helligkeit. Nicht so die *absolute* Einfachheit der Strukturen: was für besser Vorbereitete noch leicht faßlich und überschaubar, ist anderen verworren, chaotisch, unfaßbar; was diese reich, dünkt jene schal. So ist dem jüngeren Europa die Oktave und Quinte leer, flach, dürftig und wesenlos geworden, für die Söhne schon ist eine Dissonanz milde, die den Vätern noch gepfeffert war. Diese Erscheinungsweisen sind nicht aufzulösen in die Gefühlswirkungen, die sie haben können. Auch die Jüngsten verteilen in ihrer Kunst Licht und Schatten, Weichheit und Härte, Süße und Bitterkeit. Nur brauchen sie einen anderen Ausschnitt der für alle gleichermaßen abgestuften Reihe. Unsere sanftesten Klänge würden einem unserer Vorväter nicht munden, selbst wenn sein Geschmack *mehr* Schärfe verlangen würde als der unsere.

Historisch-Kritisches.

Eine ausführliche kritische Auseinandersetzung mit den Konsonanztheorien auch nur des letzten halben Jahrhunderts ist hier nicht möglich. Die Theorie, die vorläufig zu skizzieren versucht wurde, hat vieles Gemeinsame mit älteren Anschauungen, und indem wir dieses herausstellen, werden ihre wesentlichen Züge zugleich mit denen der Grundlagen, auf denen sie weiterbaut, schärfer hervortreten. Die einzige Hypothese, die sie aufstellt, hatte sich ergeben aus gestalttheoretischer[1]) Betrachtung der spezifisch musikalischen Eigenschaft akustischer Erscheinungen, der Tonigkeit. Hieraus folgte zwanglos eine Theorie der Tonfolgen und weiter der Zusammenklänge. Durch diesen Entwicklungsgang entfielen von selbst die Schwierigkeiten und Bedenken, die aus der Priorität der einstimmigen Musik den Theorien erwachsen, die von den Konsonanzerscheinungen ausgehen, und die selbst Stumpf[2]) nicht beseitigt hat. Die Grundhypothese ordnet zugleich die akustischen Erscheinungen in den großen Kreis psychologischer, physiologischer und physikalischer Tatsachen ein, die durch die Anwendung des Strukturbegriffs in ihrem Wesen und ihren Gesetzlichkeiten verständlicher geworden sind. Dadurch können auch Probleme, die im Akustischen vielleicht schwer oder überhaupt nicht experimentell lösbar sind, durch Untersuchungen auf anderen Gebieten Aufklärung empfangen.

1. Den engsten Zusammenhang hat die Strukturtheorie der Konsonanz mit der *Verschmelzungstheorie* Stumpfs. Ja, der Begriff des „Zusammenpassens“

[1]) Köhler, W.: Die physischen Gestalten. 1920. — Wertheimer, M.: Psychol. Forsch. Bd. 1, S. 47ff. 1922; Bd. 4, S. 301ff. 1923; Drei Abhandlungen z. Gestalttheorie 1925. — Koffka, K.: Psychol. bull. Bd. 19, S. 531ff. 1922; Psychologie im Lehrb. d. Philos., hrsg. von M. Dessoir, 1925.

[2]) Stumpf, C.: Beitr. H. 1, S. 55ff.

scheint mir geradezu mit dem der „Verschmelzung" zusammenzufallen, der freilich häufig mißverstanden worden ist. (Um die Verwirrung nicht zu steigern, habe ich den Ausdruck bisher vermieden.) Stumpf definiert einerseits Verschmelzung „als das Verknüpftsein zweier Empfindungsinhalte zu einem Ganzen oder als Einheitlichkeit, als Annäherung des Zweiklangs an den Einklang"[1]) und hält sie für die wesentliche Grundlage der Konsonanz, betont aber andererseits wiederholt, daß wir Konsonanz *nur* da (unmittelbar) feststellen, wo die konsonierenden, verschmolzenen Töne deutlich auseinandergehalten werden. Die Schwierigkeit oder — bei Unmusikalischen — die Unmöglichkeit der Unterscheidung ist eine *Wirkung* der Verschmelzung, nicht diese selbst; sie kann dazu dienen, die Konsonanzgrade mittelbar festzustellen (vgl. o. S. 718). Da aber die Unterscheidbarkeit, wie Stumpf ebenfalls öfters hervorhebt, noch von mehreren anderen Faktoren — dem Helligkeitsunterschied, dem Stärkeverhältnis usw. — abhängt, ist sie ein weniger eindeutiges Kriterium als das Zusammenpassen, und es ist begreiflich, daß dieses z. T. andere Ergebnisse liefert als jenes[2]). Die Verschmelzung hängt nicht unmittelbar vom Frequenzverhältnis der Reize ab, sondern von den Parallelvorgängen der Erscheinungen im Gehirn[3]). Die Zurückführung der (phänomenalen und funktionellen) Verschmelzung auf entsprechende Modifikationen des zentralphysiologischen Geschehens ist eine Forderung, für deren Erfüllung Analogien aus Nachbargebieten hilfreich sein können[4]).

Hier eben setzt die Strukturhypothese ein. Die aus ihr fließenden Folgerungen führen in mehreren Richtungen über die Verschmelzungslehre hinaus, und zwar gerade da, wo sie Bedenken erregt hat (die z. T. freilich mit den Mißverständnissen, denen sie entsprungen waren, beseitigt werden konnten).

So ist die Konsonanzerscheinung nicht auf Zweiklänge beschränkt, denn auch drei oder mehr Töne können besser oder schlechter zusammenpassen, mehr zusammen- oder auseinanderklingen, ein mehr oder weniger einheitliches Ganze bilden. Ein Dreiklang ist nicht gleich der Summe dreier Zweiklänge mit denselben Konsonanzgraden, die sie isoliert hätten, vielmehr ein neues Gebilde mit seinem eigenen Konsonanzgrad und kann hinsichtlich dieses mit anderen Mehrklängen verglichen werden. Der Konsonanzgrad eines Dreiklanges ist auch nicht irgendwie das Ergebnis, etwa der Durchschnitt, der Konsonanzgrade jener Zweiklänge, die man bei analytischem Verhalten aus ihm heraushören (und dann bis zu einem gewissen Grad auf ihre eigene Konsonanz prüfen) kann: der Dreiklang *c—e—as* in temperierter Stimmung (*as* = *gis*) ist nicht nur bei Beziehung auf die musikalische Erfahrung, sondern als reine unmittelbare Erscheinung dissonanter als die große Terz (*c—e*, *e—gis*) und die kleine Sext (*c—as*)[5]). Auch bleibt phänomenal der Konsonanzgrad von *c—e* nicht notwendig unverändert, wenn *gis* hinzutritt[6]), denn es kann sich die Struktur von *c—e* — auch physiologisch — unter dem Einfluß der neuen Bedingung ändern, und sie wird sich um so leichter ändern, je günstiger die Umstände solchem Einfluß sind. Zu diesen Milieubedingungen gehört in erster Linie der musikalische Zusammenhang, und auch die frappanten Umschläge der Erscheinungsweise, die er bewirkt (z. B. bei „enharmonischen Verwechslungen"), müssen im Physiologischen ihre Grundlage haben.

Hinzutreten oder Wegfall von Tönen setzt strenggenommen in jedem Fall neue Bedingungen, und insofern haben auch Ober- und Kombinationstöne Einfluß auf den Kon-

[1]) Stumpf, C.: Beitr. H. 1, S. 44.

[2]) Malmberg, C. F.: Perception of Consonance and Dissonance. Psychol. Mon. Bd. 25, Nr. 2, S. 93. 1918. — Pratt, C. C.: Some Qualitative Aspects of Bitonal Complexes. Americ. journ. of psychol. Bd. 32, S. 490. 1921.

[3]) Stumpf, C.: Beitr. H. 6, S. 120.

[4]) Stumpf, C.: Beitr. H. 1, S. 50ff.

[5]) Stumpf, C.: Beitr. H. 6, S. 139ff.

[6]) Stumpf, C.: Beitr. H. 6, S. 123 passim.

sonanzgrad[1]). Man kann nicht eigentlich sagen, ein Zweiklang aus einfachen Tönen werde im Zusammensein mit anderen verändert, noch weniger, er bleibe unverändert; sondern aus dem Zweiklang wird eben ein Mehrklang, dessen Konsonanz durch alle beteiligten Strukturen und ihr Zusammenpassen zu *einem* Ganzen bestimmt ist.

In der Möglichkeit verschiedener Strukturbildungen bei gleicher physikalischer Gegebenheit wurzelt auch die Möglichkeit verschiedener „Auffassung", auch schon im Melodischen. Der Zusammenhang und die musikalische Erfahrung begünstigen eine bestimmte Auffassung — können sie u. U. geradezu erzwingen —, und so begünstigt auch die Isolierung eine bestimmte Strukturbildung (bei Tönen z. B. die „tonische" Gliederung nach 2^n). Von der Änderung der Struktur der *Art* nach ist streng zu scheiden die der *Prägnanz*, die ebenfalls vom Zusammenhang, aber außerdem von einer Reihe von Faktoren abhängt, die die Strukturart (z. B. den Konsonanzgrad) nicht beeinflussen: so die absolute und relative Stärke und Dauer, (extreme) Frequenzlage, die Klangfarbe (s. o. S. 719), die Verteilung der Reize auf die beiden Ohren (dichotisches Hören), vor allem aber die Anlage des Hörers. Manche Einwände gegen die Stumpfsche Verschmelzungslehre[2]) lösen sich von selbst auf, wenn man diese Verschiedenheit der „Dimensionen" bedenkt[3]).

2. Die Strukturhypothese steht ferner den sog. *Rhythmustheorien* der Konsonanz [Lipps[4]) u. a.[5])] nahe. Sie würde sogar diesen Namen eher verdienen, insofern sie Zeitgestalten mit hierarchischer Gliederung zur Grundlage nimmt, während Lipps (wie viele andere) schon die regelmäßige Periodizität von Schwingungen Rhythmus nennt. Nach seiner Lehre sind nur die Schwingungsmaxima physiologisch wirksam, die zentralen Vorgänge also diskontinuierlich, und die Konsonanz ist durch das periodische Zusammenfallen der Impulse bedingt. Rhythmus im engeren Sinne (Gestaltung durch Differenzierung der Reihenglieder in mehr und weniger betonte) würde also erst bei Mehrklängen zustande kommen, und die Betonungen würden durch Summation der zusammenfallenden Impulse, also durch Verstärkungen gegeben sein. Periodische Verstärkungen sind aber als Schwebungen oder Rauhigkeit hörbar, wenn ihre Frequenz nicht zu hoch ist. Die Oktave aus (nicht allzu tiefen) einfachen Tönen ist aber vollkommen glatt. Soll es sich nur um unmerkliche, unbewußte Schwebungen handeln, so bleibt die Paradoxie, daß der Konsonanzgrad mit ihrer Frequenz zu- und abnimmt wie (nach Helmholtz) der Dissonanzgrad mit der Rauhigkeit der hörbaren Schwebungen - selbst die bloße Analogie mit den Erscheinungen versagt. Zudem fallen, wie Stumpf eingewendet hat, die Impulse nur bei Phasengleichheit zusammen; bei jeder Phasenverschiebung verschwinden die Betonungen, und es ergibt sich eine ungegliederte Reihe.

Indessen ist diese — auch physikalisch und physiologisch undurchführbare — Annahme einer Diskontinuität für die rhythmische Gliederung nicht nötig, und Lipps selbst hat sie später aufgegeben. Mit ihr entfallen die hauptsächlichsten Bedenken, und es bleibt als Grundlage der Konsonanz das Zusammengehen von rhythmischen Teilstrukturen zu einheitlichen Gesamtstrukturen, das Lipps

[1]) Peterson, J.: A functional view of consonance. Psychol. review Bd. 32, S. 17. 1925.

[2]) Z. B. gegen den Satz von der Irrelevanz der Stärke; Beitr. H. 2, S. 9.

[3]) Wie mir Herr Geheimrat Stumpf mitteilt, ist er selbst seit 1917 zu einer veränderten Fassung seiner Tonlehre übergegangen, die sich in manchen Punkten mit der oben dargelegten berührt, besonders indem sie die Begründung der Konsonanz auf Verschmelzung aufgibt.

[4]) Lipps, Th.: Psychol. Stud. Bd. 1, S. 92ff. 1885; Bd. 2, S. 115ff. 1905; Zeitschr. f. Psychol. Bd. 27, S. 225. 1902.

[5]) Vgl. Stumpf: Beitr. H. 1, S. 23ff. — Die Theorien, die Konsonanz auf einfache Frequenzverhältnisse zurückführen, ohne den Zusammenhang tiefer zu begründen, können hier übergangen werden. Vgl. Stumpf: Beitr. H. 1, S. 19ff. (Leibniz, Euler); Max Meyer: Psychol. review Bd. 7, S. 241. 1900; Univ. of Missouri Studies Bd. 1, S. 1. 1901; Americ. journ. of psychol. Bd. 14, S. 192. 1903.

offenbar als Kern seiner Lehre im Sinne hatte. Er gelangte denn auch z. T. zu ähnlichen Folgerungen, wie sie sich oben aus der Strukturtheorie ergaben, z. B. hinsichtlich der „Tonika", der „Doppelbedeutung" der Quart usw.

Die Einflußlosigkeit der Phasenverschiebung folgt daraus, daß die Glieder der (Teil-)Strukturen durch beliebige (gleiche) Phasen begrenzt sein können ohne Änderung des Strukturprinzips (S. 715). Die Konsonanz ist gegeben durch das Zusammenpassen der Teilstrukturen *als Ganze*. Daß die zentralen Verläufe ohne Superposition zusammen bestehen (S. 713), ist eine Tatsache, mit der man rechnen muß bei den Vorstellungen, die man sich von dem nervösen Geschehen bildet. Diese dürfen nicht einseitig vom Physikalischen — „von außen" —, sondern müssen zugleich vom beobachtbaren Phänomenalen — „von innen" — ausgehen. Dann, aber auch nur dann, wird der Vorwurf, dem Unbewußten könnten freilich beliebige wunderbare Fähigkeiten zugeschrieben werden, ebenso unberechtigt wie der, es würden beliebig erfundene „physikalische Bilder" an die Stelle kontrollierbarer psychischer Tatsachen gesetzt. Die Annahme physiologischer — also unbewußter — Strukturen, die den phänomenalen Rhythmen analog sind, schließt Unterschiede zwischen beiden Arten nicht aus. Sind doch schon die in Frage kommenden Zeiten von ganz verschiedener Größenordnung. Offenbar können die Mikrorhythmen *als solche* gar nicht wahrnehmbar sein; das besagt aber nicht, daß sie auch physiologisch nicht vorhanden sein und nicht in anderer Weise (eben als Tonigkeit) in die Erscheinung treten könnten. Wir hören ja auch nicht periodische Vorgänge und ihre Frequenz, sondern Schälle von bestimmter Helligkeit. Mag daher auch bei akustischen, optischen und motorischen Rhythmen das Zusammen von Duolen und Triolen schon schwer faßbar sein[1]), so können doch analog gebaute Mikrorhythmen eine sehr vollkommene Konsonanz ergeben, vielleicht gerade weil die in so kleine Zeiträume zusammengedrängten Glieder sich um so fester zusammenschließen[2]).

Die Bestimmung der zeitlichen Konstanten der Nervenvorgänge dürfte hier noch weiter führen. Es ist zum mindesten auffällig, daß die Schwingungsdauer des tiefsten hörbaren Tones (etwa 16 p. s.) mit der Zeit (etwa 60 σ) zusammenfällt, die — wie es scheint auf allen Sinnesgebieten — die untere Grenze des (deutlichen) phänomenalen Nacheinander bezeichnet (Sukzessionsschwelle).

3. Die Helmholtzsche Lehre, daß *Schwebungen* die Ursache der Dissonanzerscheinungen seien, hat Stumpf mit zwingenden Argumenten widerlegt: Es gibt (künstliche) Schwebungen ohne Dissonanz und schärfste Dissonanz ohne Schwebungen [bei passend zusammengestellten Mehrklängen aus einfachen Tönen, bei verteilten Gabeln, bei Diplakusis, in der Vorstellung[3])]. Bei geringer Verstimmung des Einklanges hört man nur *einen* Ton und kann die Tonmehrheit — eben aus den Schwebungen — nur erschließen. Aber das Ganze klingt doch nicht so einheitlich wie ein Einzelton, sondern verworren und in dieser Hinsicht einem, wenn auch schwebungsfreien, dissonanten Mehrklang ähnlich. So gibt der durch die Schwebungen bedingte Eindruck der Mehrheitlichkeit immerhin ein mittelbares Kriterium der Dissonanz — ähnlich wie die phänomenale Einheit ein solches der Konsonanz —, aber ein sehr unzuverlässiges und grobes.

Die Frage nach Glätte oder Rauhigkeit führt infolgedessen zu einer anderen Rangordnung der Zweiklänge als die nach Zusammenpassen, Verschmelzung, Einfachheit oder Einsheit (Unanalysierbarkeit), einer Rangordnung, die überdies dem musikalischen Bewußtsein widerspricht. Nur die Extreme — Oktave, Halbton — behalten ihre Stellung, die Quinte

[1]) Einwand Stumpfs gegen Lipps: Beitr. H. 1, S. 27. — Krüger, F.: Arch. . d. ges. Psychol. Bd. 1, S. 218 ff. 1903.

[2]) Vgl. Lipps: Psychol. Stud. Bd. 1, S. 96 f. 1885.

[3]) Stumpf, C.: Beitr. H. 1, S. 4 ff.

aber erscheint u. U. rauher als die große Sext, die kleine Terz rückt vollends zu den Dissonanzen[1]).

Eine verwandte Fragestellung, die auch eine ähnliche Reihe ergibt, ist die nach der Ähnlichkeit des Gesamteindruckes mit einem reinen Sinuston. Sie ist bei den vollkommensten Konsonanzen fraglos größer als bei den Dissonanzen. Die „Reinheit" ist sozusagen das phänomenale Gegenstück (aber nicht ein Gegensatz!) zu der Mehrheitlichkeit schwebender Zusammenklänge, wie diese ein mittelbares Kriterium — sie ist eine Wirkung des Zusammenpassens, nicht dieses selbst — und zur Bestimmung der Konsonanz ebenso untauglich: ein obertonfreier Einzelton würde hier „ex definitione" zur vollkommensten Konsonanz wie dort ein knatterndes Geräusch zur schärfsten Dissonanz. Die Grade der Konsonanz, nicht nur ihre Ausgeprägtheit, würden abhängig von Klangfarbe und Intensität.

Auf die Reinheit als phänomenales Merkmal führen alle Theorien, die das Wesen der Konsonanz — oder doch ihre wesentliche Bedingung — im *Zusammenfallen von Teiltönen* [Helmholtz[2])] oder *Differenztönen* [Krüger[3])] und der damit verbundenen Freiheit von Schwebungen sehen. Der resultierende Gesamtklang ist um so ärmer, steht also schon physikalisch dem einfachen Ton um so näher, je mehr Komponenten den Einzelklängen gemeinsam sind. Auch dies ist schließlich eine Art von Zusammenpassen: die Hinzufügung des Oktavklanges, der im Grundklang schon vollständig „enthalten" ist, stört nicht die vorhandene Ordnung. Nimmt man aber Klänge gedackter Rohre, die nur ungeradzahlige Teiltöne enthalten, so fallen alle Teiltöne des Oktavklanges in die Lücken zwischen den Teiltönen des Grundklanges; dagegen würde hier der Duodezimklang nichts Neues zum Grundklang hinzubringen, also konsonanter sein als die Oktave, die ja — von der Schwebungsfreiheit abgesehen — zu den Dissonanzen rechnen müßte[4]). Zu derselben Paradoxie gelangt man, wenn man die Ähnlichkeit von Oktavklängen im Sukzessivvergleich mit Helmholtz auf gemeinsame gleiche Teilfrequenzen zurückführt („Klangverwandtschaft"). Auf Gleichheit der Elemente ist allenfalls (wenn auch nicht restlos und nur unter den oben S. 706 besprochenen Einschränkungen) die Ähnlichkeit von Klangfarben zurückzuführen, indem die Teiltöne mit ihren Helligkeits- und Vokalitätsvalenzen zur Gesamthelligkeit und -farbe beitragen. Mit diesen Momenten hat aber die Oktavähnlichkeit gerade nichts zu tun: die Helligkeiten der Oktavtöne sind sich sehr unähnlich, die Vokalitäten wesentlich verschieden. Die mit der Klangverwandtschaft gemeinte Ähnlichkeit aber betrifft die Tonigkeit. Diese Ähnlichkeit läßt sich offenbar ebensowenig wie die Konsonanz auf gleiche Teile begründen, und eben diese Unmöglichkeit weist nachdrücklich darauf hin, daß es sich nur um Ähnlichkeit von Strukturen handeln kann. Ein gleichseitiges Dreieck wird einem Quadrat dadurch nicht ähnlicher, daß beide gleich lange Seiten haben, also aus „denselben Elementen" aufgebaut sind. Mit der Helmholtzschen Theorie der Konsonanz — und aus denselben Gründen — muß also auch seine Lehre von der Klangverwandtschaft fallen. Für die Ähnlichkeit von einfachen Oktavtönen kann man sich ebensowenig wie für ihre Konsonanz im Zusammenklang auf Erfahrungen an

[1]) Malmberg, C. F.: Perception of Consonance and Dissonance. Psychol. Mon. Bd. 25, Nr. 2, S. 93. 1918. Pratt, C. C.: Some Qualitative Aspects of Bitonal Complexes. Americ. journ. of psychol. Bd. 32, S. 490. 1921.

[2]) v. Helmholtz: Tonempf., 10. Abschn.

[3]) Krüger, F.: Beobachtungen an Zweiklängen. Wundts Philos. Stud. Bd. 16, S. 307 ff. 1900; Theorie der Kombinationstöne. Ebenda Bd. 17, S. 186 ff. 1901; vgl. ferner F. Krüger: Differenztöne und Konsonanz. Arch. f. d. ges. Psychol. Bd. 1, S. 205 ff.; Bd. 2, S. 1 ff. 1903; Theorie der Konsonanz. Wundts Psychol. Stud. Bd. 1, S. 305 ff.; Bd. 2, S. 205 ff.; Bd. 4, S. 201 ff. 1908; Bd. 5, S. 294 ff. 1910.

[4]) Vgl. auch v. Helmholtz: Tonempf.[6], S. 346 f.

Klängen berufen, sosehr diese auch überwiegen, noch auf Übertragung solcher Erfahrungen auf die Wahrnehmungen an einfachen Tönen durch das „Gedächtnis". Aber auch die Tonverwandtschaft bildet sich nicht erst sekundär durch Konsonanzwahrnehmungen an Mehrklängen heraus. Die Konsonanz ist nicht die Ursache der Verwandtschaft, diese nicht die Ursache jener, sondern beide wurzeln in demselben Mutterboden: den Strukturen, denen die Tonigkeit, die Eigentümlichkeiten von Tonfolgen und Mehrklängen, kurzum alle „musikalischen" Erscheinungen des Gehörsinns ihr Dasein verdanken.

Lautheit.

Wird eine Stimmgabel durch ein fallendes Pendel angeschlagen, so wächst mit dessen Fallhöhe die Weite der Zinkenschwingung, und der Ton wird, bei (annähernd) gleichbleibender Farbe, Helligkeit, Vokalität und Tonigkeit, *lauter*. Läßt man die stark angeschlagene Gabel ausklingen, so wird der Ton mit abnehmender Schwingungsweite *leiser* und verschwindet endlich ganz. Die hier hervortretende Eigenschaft der Schallerscheinungen hat manches mit der Helligkeit gemein: sie bildet ein eindimensionales Kontinuum, das, in der einen Richtung durchlaufen, als Steigerung erscheint; sie geht einer Variablen des Reizes — der Amplitude, wie die Helligkeit der Frequenz — parallel; sie ist nicht dem Hören allein eigentümlich, sondern hat ihre Entsprechungen in der Veränderungsweise anderer sinnlicher Erscheinungen, die wir gemeiniglich „Intensität" nennen.

Was so zu nennen ist, ist bei den „niederen" Sinnen, mit Ausnahme etwa des Temperatursinnes, kaum fraglich, ein um so schwierigeres Problem dagegen beim Gesichtssinn. Die immer noch verbreitete Gleichsetzung von optischer Stärke und Helligkeit ist phänomenologisch unhaltbar[1]). [Namentlich Physiker[2]) neigen zu dem Schluß: „Gleiche Ursachen, gleiche Wirkungen", ohne zu bedenken, daß Schall- und Lichtschwingungen, ihre Amplituden und Frequenzen, auf verschiedene Organe sehr verschieden wirken können und daß von der Peripherie zur Rinde noch ein langer Weg ist.] Schon die Vergleichbarkeit akustischer und optischer Helligkeit (S. 707) zwingt zu einer Scheidung von Helligkeit und Stärke auch bei den Seherscheinungen.

Mit der Lautheit steigt, wie mit der Helligkeit, Schärfe usw., die Tendenz eines Schalles, vor anderen hervorzutreten, sie in den Hintergrund zu drängen und selbst Figur zu werden (S. 702). Diese funktionelle Wirksamkeit — der „Wirkungsgrad" — macht sich an der Erscheinung als „Eindringlichkeit" bemerkbar. Da diese einerseits der Lautheit parallel geht, andererseits aber nicht von ihr allein abhängig ist, ist „reine" Lautheit nie unmittelbar zu beobachten[3]). So ist die absolute Schwelle, d. h. der Energiebetrag des Reizes, bei dem ein Schall eben hörbar oder unhörbar wird, nicht niedriger bei beidohrigem als bei einohrigem Hören[4]). Bei geringsten Unterschieden ist es oft unmöglich zu entscheiden, ob sie der Lautheit, der Helligkeit oder der Schallfarbe zugehören. Daraus ergibt sich die technisch meist sehr schwer erfüllbare Forderung, bei Messung der Unterschiedsempfindlichkeit die nicht zur Untersuchung gestellten Faktoren konstant zu halten.

Zudem ist die Lautheit nicht von der Schwingungsamplitude allein abhängig: sie variiert bei gleichbleibender Amplitude mit der Frequenz. Die naheliegende

[1]) Stumpf, C.: Die Attribute der Gesichtsempfindungen. Berlin. Ber. 1917, phil.-hist. Kl., Nr. 8.

[2]) Auerbach, F.: Tonkunst und bildende Kunst. 1924.

[3]) Werner, H.: Grundfragen der Intensitätspsychologie. Zeitschr. f. Psychol., Erg.-Bd. 10, S. 18 ff. 1922.

[4]) Stumpf, C.: Tps. II, S. 430 ff., bes. S. 439. — v. Hornbostel: Psychol. Forsch. Bd. 4, S. 85 f. 1923 (Versuch 20; den vorhergehenden Versuch 19 bitte ich zu streichen, er beruht auf einer Täuschung, wie sie bei Vers. 21 erwähnt wird). — Pohlman, A. G. u. F. W. Kranz: Proc. of the soc. f. exp. biol. a. med. Bd. 21, S. 335. 1924.

Annahme, daß es nicht auf die Amplitude, sondern auf die Energie ankomme, läßt sich nicht durchführen, denn die Schwellenenergie hat ein Minimum bei etwa 3000 Schwingungen und steigt von da nach beiden Enden des hörbaren Frequenzbereiches[1]). Die gleiche Beziehung zwischen Reizenergie, Frequenz und Lautheit scheint auch für überschwellige Töne zu gelten.

Die Schwierigkeit, qualitativ verschiedene Töne hinsichtlich ihrer Lautheit zu vergleichen, hat neuerdings McKenzie[2]) durch ein indirektes Verfahren überwunden, das der Flimmerphotometrie nachgebildet ist: Vergleichs- und Normalreiz werden in schnellem Wechsel gereiht geboten, und es wird auf Ebenmäßigkeit der Reihe eingestellt.

Gleiche Lautheit entspricht danach bei jeder Frequenz dem gleichen Vielfachen der Schwellenenergie bei eben dieser Frequenz. Dieser Satz folgt auch aus dem Fechnerschen Gesetz, wonach die Lautheit eine logarithmische Funktion der Reizstärke ist; dieses Gesetz ist damit, trotz allem, was sich gegen seine theoretische Ableitung einwenden läßt, experimentell als tatsächlich gültig erwiesen.

Auch das Webersche Gesetz hat sich, wenigstens für mittlere Frequenzen und Intensitäten, bestätigt: für eine ebenmerkliche Änderung der Lautheit ist Änderung der Reizstärke um einen konstanten Bruchteil nötig[3]). Hier tritt, wie bei Reiz*folgen* überhaupt, noch ein weiterer Faktor ins Spiel: die Zwischenzeit. Das Nacheinander zweier Lautheiten ist — wie das zweier Helligkeiten oder Tonigkeiten — ein Schritt: ein Steigen, Fallen oder Ebengehen. Der erste Schall setzt ein Niveau, von dem der zweite sich abhebt. Dieses Niveau nun — physiologisch: eine „stille Spur" — sinkt während der ersten Sekunden seines Bestehens, und so erscheint z. B. ein aufsteigender Schritt — die Zunahme der Lautheit — größer bei längerer Zwischenpause. Bei wiederholtem Hören aber geht die Erscheinung zurück — die sich überlagernden Spuren wirken, auch noch nach Tagen, dem Absinken des Niveaus entgegen[4]).

Nicht minder als durch die Vorgeschichte wird die Lautheit eines Schalles durch das Zusammensein mit anderen beeinflußt. Ein aus einem Klang oder Mehrklang herausgehörter Teilton erscheint immer leiser als der isoliert gegebene Ton von gleicher physikalischer Stärke[5]). Offenbar wird ein Teil der Gesamtenergie — wo nichts „herausgehört" wird, die ganze — für den physiologischen Gesamtprozeß verbraucht, der sich phänomenal als Schall- (oder Akkord-) Farbe kundgibt[6]). Man hat auch den Eindruck, als ob ein zu einem anderen Ton, Klang oder Mehrklang hinzugefügter Ton in jenem untertauche und als ob ein herausgehörter Teilton nur zu einem Teil aus der Klangmasse hervorkomme. Wieviel — auch bei größter Anstrengung — herausgehört werden kann, hängt von den Intensitäts- und Frequenzverhältnissen, in hohem Grade aber auch vom Hörer ab. Im allgemeinen werden hohe von tiefen Tönen leichter und mehr verschluckt als umgekehrt[7]). Konsonanz begünstigt die Verschmelzung. Beide Momente, zusammenwirkend, lassen leicht in einem Oktavenzweiklang den höheren Ton im Gesamtklang untergehen[8]). Es ist anzunehmen, daß die Einheitlichkeit von Klängen ferner durch bestimmte Intensitätsverteilungen bedingt ist, die — schon im Physiologischen — die Gesamtstruktur festigen

[1]) Wien, M.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 97, S. 1. 1903. — Fletcher u. Wegel: Physical review (2) Bd. 19, S. 533. 1922 u. a. (Vgl. Jahresber. d. Physiol. 1921/22, S. 374.)

[2]) McKenzie: Proc. of the nat. acad. of sciences (U. S. A.) Bd. 8, S. 188. 1922.

[3]) Zuletzt Guernsey: Americ. journ. of psychol. Bd. 33, S. 554. 1922.

[4]) Köhler, W.: Zur Theorie des Sukzessivvergleichs. Psychol. Forsch. Bd. 4, S. 115 bis 175. 1923.

[5]) Stumpf, C.: Tps. Bd. 2, S. 418ff.

[6]) Eberhardt, M.: Psychol. Forsch. Bd. 2, S. 346—367. 1922.

[7]) Stumpf, C.: Tps. Bd. 2, S. 227ff., 421; Beitr. H. 5, S. 141f. — Wegel, R. L. u. C. E. Lane: Physical review Bd. 23, S. 266—285. 1924.

[8]) Helmholtz, H. v.: Tonempf.[6], S. 104. — Stumpf, C.: Tps. Bd. 2, S. 352ff.

und das Heraushören von Teiltönen erschweren oder unmöglich machen. Bei gleichen objektiven Bedingungen (und maximaler Aufmerksamkeit) ist die Lautheit eines herausgehörten Tones für verschiedene Beobachter sehr verschieden, für denselben Beobachter aber konstant; sie ist aber nicht etwa durch die Fähigkeit zu analysieren bestimmt: unter sehr ungünstigen Bedingungen noch etwas herauszuhören, gelingt oft auch denen, denen das Herausgehörte immer sehr viel leiser erscheint als Anderen[1]).

Auch ein Mehrklang hat als Ganzes eine bestimmte Lautheit, die sich mit der eines Einzeltones vergleichen läßt. Läßt man auf dem Klavier bei möglichst gleicher Anschlagstärke einen Ton mit einem Vielklang wechseln, so erscheint letzterer zwar voller, aber kaum eigentlich stärker, jedenfalls nicht in dem Maße, als man der Energiezunahme entsprechend erwarten sollte[2]).

Messende Versuche fehlen allerdings noch. Gleichzeitiger Druck auf mehrere Hautstellen erscheint, bei objektiv gleicher Stärke, stärker als Einzeldruck [der herausanalysierte Einzeldruck dagegen, wie der Ton im Mehrklang, schwächer als der isoliert gebotene[3])]. Es ist übrigens auch hier nicht leicht, von den immer mitgegebenen Unterschieden der Fülle und Ausdehnung abzusehen. Das Ohr könnte sich aber tatsächlich anders verhalten als der Drucksinn — klingt doch auch ein Schall zweiohrig nicht lauter als einohrig (s. o.). Unter der Annahme, daß in Mehrklängen ein Teil der Energie für die „Koppelung" verbraucht wird, kann aus den Messungen von Wegel und Lane[4]) geschlossen werden, daß zwei gleich starke Töne sich im Zusammenklang gegenseitig um so mehr beeinträchtigen — der Zweiklang dem Einzelton an Lautheit um so weniger überlegen und um so stärker verschmolzen sein wird —, je stärker beide Töne, je niedriger und je weniger verschieden ihre Frequenzen sind, was ja, wenigstens hinsichtlich der Verschmelzung, auch sonstigen Erfahrungen entspricht.

Terminologie.

Die Uneinigkeit in der Benennung, die trotz vielfacher Erörterung dieser Frage[5]) noch immer in der neueren Literatur herrscht, erschwert sehr das Verständnis und läßt Fernerstehenden die theoretischen Gegensätze unversöhnlicher erscheinen als sie sind. In der vorstehenden Abhandlung ist Physikalisches (und Physiologisches) von Phänomenalem schon durch die Ausdrücke möglichst scharf geschieden. Daher ist z. B. nur von „Frequenz", nicht von „Tonhöhe" einer Schwingung, oder von „Lautheit", nicht von „Stärke" einer Erscheinung die Rede. Die Benennung der Erscheinungen und ihrer Eigenschaften wurde möglichst rein deskriptiv und theoriefrei zu halten versucht. Für das Moment, das bei musikalischen Schallarten am deutlichsten hervortritt, der Oktavenähnlichkeit, „Tonverwandtschaft" und „Konsonanz" zugrunde liegt, wurde der Ausdruck „Tonigkeit" eingeführt, da „Tonhöhe" (Köhler) eine andere Seite der Erscheinungen bezeichnet, „musikalische Qualität" oder „Qualität" schlechthin (Stumpf, Révész u. a.) theoretisch allzu belastet erschien. (Im Englischen ist „tonality" bereits eingebürgert, „Tonalität" ist aber in dem bei uns üblichen musikalischen Sinne auch der Psychologie unentbehrlich.) Phänomenal lassen sich Eigenschaften, die ein Mehr oder Minder — abgesehen von ihrer Ausgeprägtheit — zulassen, also irgendwie quantitativ abstufbar *erscheinen*, von rein qualitativen unterscheiden; zu jenen gehören Helligkeit, Höhe, Größe, Gewicht, Dichte, Lautheit, Distanz (Schrittweite) und Klangbreite; zu diesen Schallfarbe, Vokalität, Tonigkeit, Intervallfarbe, Akkordfarbe. Davon sind Distanz und Intervallfarbe Eigenschaften von Sukzessiv-, Klangbreite und Akkordfarbe Eigenschaften von Simultangestalten. (Es erscheint zweckmäßig, diese zunächst auch in der Benennung zu unterscheiden.) Wünscht man noch die Gesamteigenschaft der Erscheinung zu benennen, so würde hierfür „Charakter" gut passen, also: „Schallcharakter" („Geräusch-, Vokal-, Klang-, Toncharakter"), „Intervallcharakter", „Akkordcharakter".

[1]) Eberhardt, M.: Psychol. Forsch. Bd. 2, S. 346—367. 1922.
[2]) Stumpf, C.: Tps. Bd. 2, S. 423 ff.
[3]) Werner, H.: Intensitätspsychologie. Zeitschr. f. Psychol., Erg.-Bd. 10, S. 64. 1922.
[4]) Wegel, R. L. u. C. E. Lane: Physical review Bd. 23, S. 266—285. 1924.
[5]) Namentlich W. Köhler: Ak. Unt. III, S. 181 ff. — Stumpf, Beitr. H. 8, S. 51.

Die Pharmakologie und Toxikologie des Ohres.

Von

Hans Rhese

Königsberg i. Pr.

Von der Erörterung pharmakologischer und toxikologischer Einwirkungen auf das äußere Ohr, den äußeren Gehörgang und das Mittelohr kann im allgemeinen abgesehen werden, da die hier in Betracht kommenden Pharmaka und Gifte auf die Haut und Schleimhaut des Ohrgebietes nicht wesentlich anders wirken wie auf andere Haut- und Schleimhautgebiete. Höchstens der Borsäure, des Heliobroms, des Carbolglycerins, des Otalgans wäre zu gedenken, weil die Wirkung dieser Mittel auf das Ohr durch die *anatomische* Eigenart des letzteren eine spezifische Note erhält. Das Interesse würde sich also, von diesen Mitteln abgesehen, vorwiegend denjenigen Stoffen zuzuwenden haben, die irgendwie das innere Ohr beeinflussen. Und hier kommen wohl zwei Gesichtspunkte besonders in Frage, die Einwirkung auf den Liquor des Labyrinths im Sinne einer Änderung von dessen Quantität und Qualität und zweitens die Beeinflussung des Acusticus und seiner Endausbreitungen, mag letztere nun in primärer Weise durch neurotrop wirkende Mittel erfolgen oder in sekundärer Weise durch Einwirkung auf die den Nervenapparat umhüllenden Labyrinthmembranen. Praktisch stehen zur Zeit die auf den Acusticus wirkenden Mittel im Vordergrunde, sie beanspruchen also das Hauptinteresse. Die Einwirkung dieser Stoffe auf den Vestibularis und Cochlearis hat zwar eine gewisse Unterschiedlichkeit, aber im allgemeinen ist der Cochlearis bei weitem empfindlicher und vulnerabler (S. 632), so daß Stoffe, die den Vestibularis schädigen, dieses bezüglich des Cochlearis erst recht tun. Auf diese Weise ist der Cochlearis gewissermaßen der Gradmesser für die erfolgte Beeinflussung des Innenohres, er rückt somit in den Mittelpunkt des Interesses.

Alle hier in Betracht kommenden Stoffe gliedern sich naturgemäß in zwei große Gruppen:

I. Stoffe, die als Heilmittel des Ohres Bedeutung haben, wenn auch ein Teil von ihnen bei Überdosierung oder infolge sonstiger Umstände toxisch auf das Innenohr oder auf den Gesamtorganismus zu wirken vermag;

II. Stoffe, die als Heilmittel zur Zeit nicht in Betracht kommen und nur durch ihre schädigende oder ausgesprochene Giftwirkung interessieren. Es ist natürlich sehr wohl möglich, daß es der wissenschaftlichen Forschung späterhin gelingt, auch einzelnen Stoffen der Gruppe II eine Heilwirkung abzugewinnen durch entsprechende Dosierung und Verwendungsart.

I. Heilmittel des Ohres.

1. *Borsäure.* Sie spielt, seitdem sie durch Bezold in die Therapie der Schleimhauteiterungen des Mittelohres eingeführt wurde, eine spezifische Rolle in der Ohrentherapie. Die Wirkung der feingepulverten reinen Borsäure beruht einerseits darauf, daß sie schon durch geringe Sekretmengen aufgelöst wird, also nicht obturierend und den Sekretabfluß hemmend wirken kann, andererseits darauf, daß sie die Mittelohrsekrete ansaugt und dadurch die Schleimhaut trockenlegt. Durch ihre Reizlosigkeit ist sie zugleich eine lindernde und schonende Schutzdecke wie der Zinkpuder beim nässenden Ekzem. Nur bei der Eigenart der anatomischen Verhältnisse des Mittelohres können diese Wirkungen zur Geltung kommen. Hierzu kommt der durch Voss studierte Einfluß der Borsäure auf den Pyocyaneus, den so häufigen Erreger der Otitis externa, den die Borsäure in nahezu spezifischer Weise vernichtet.

2. *Heliobrom* (Dibromtanninharnstoff). Es ist von Voss als ein Mittel gegen den Juckreiz im äußeren Gehörgang bei Pruritus, Ekzem usw. empfohlen und wird in Form von Salben und Pinselungen angewandt. Nachteilige Nebenwirkungen wurden nicht beobachtet.

3. *Carbolglycerin* (5—10%). Es wirkt, wenn nur wenige Tropfen zur Verwendung kommen, so daß eine Ätz- und Reizwirkung der Epidermisschicht ausbleibt, anästhesierend auf die Nervenendigungen im Trommelfell und stillt die Schmerzen des akuten Mittelohrkatarrhs meistens sehr prompt. Übertreibung in der Dosierung und in der Häufigkeit der Anwendung kann zu bedenklichen Verätzungen führen. Auch sonst ist das Mittel in der Hand des Unerfahrenen nicht unbedenklich, weil es durch die Beseitigung der Schmerzen verschleiernd wirkt. Bei perforiertem Trommelfell ist es durchaus kontraindiziert und bedenklich für Mittelohr und Labyrinth. Neuerdings warnt Birkholz[1]) besonders eindringlich vor unvorsichtiger Anwendung der Carbolsäure am Ohr, indem er einen Fall von Trommelfellnekrose beschreibt und an ähnliche Mitteilungen von Brüggemann[2]), Bönninghaus[3]) und Grahe[4]) erinnert. Während nach der allgemein-biologischen Seite hin die Carbolsäure ein Protoplasmagift ist mit der Fähigkeit, Eiweißstoffe noch in hoher Verdünnung zu fällen, stellt Birkholz die histologischen lokalen Zustandsveränderungen so dar, daß der primären Schädigung der Zirkulation die Hauptrolle zufällt. Hat das Phenol den obersten Epithellagen und Gewebsschichten Wasser entzogen, so gelangt es zwischen den geschrumpften Zellen hindurch zu den Gefäßen, die es nach kurzer Verengerung erweitert. Weitere Folgen: Stockung der Blutbewegung, Thrombose der Gefäße, schwere Ernährungsstörungen. Birkholz verlangt die Anwendung des Carbolglycerins nur in 3 proz. Lösung und nur für wenige Tage unter Ausschluß von Säuglingen und kleinen Kindern.

4. *Anilinöl.* Schädigungen des Acusticus durch Anilinöl sind meines Wissens zwar nicht beobachtet worden, wohl aber akute Anilinvergiftungen der bekannten allgemeinen Art durch Applikation in Form der Grocschen Anilinöllösung zur Anästhesie des Trommelfells. Auch durch *Orthoform* und *Anästhesie* sollen bei reichlicher Einführung dieser Mittel Schädigungen beobachtet sein, indem diese Mittel teils lokalreizend wirkten, teils innerlich zur Bildung von Methämoglobin führten [Sugár[5])]. Auch das *Cocain* ist hier zu erwähnen. So wenig es bei intaktem

[1]) Birkholz: Zeitschr. f. ärztl. Fortbild. 1925, Nr. 11.
[2]) Schwalbe-Brüggemann: Diagnostische und therapeutische Irrtümer. S. 10.
[3]) Bönninghaus: Dtsch. med. Wochenschr. 1921, Nr. 49.
[4]) Grahe: Handbuch der Erfahrungen im Weltkriege. Bd. 6, S. 113.
[5]) Sugár: Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 62. 1904.

Trommelfell auch in starken Lösungen Schaden stiftet, so gefährlich kann es werden, wenn es in das Mittelohr eindringt, da es von der Mittelohrschleimhaut intensiv resorbiert wird und dann zur allgemeinen Cocainvergiftung führt. Im Mittelohr sollten deshalb nur die Ersatzpräparate des Cocains in nicht zu starken Lösungen zur Anwendung kommen. Hiernach gibt es also Arzneimittel, die weniger deshalb Schaden stiften, weil sie örtlich schädigend auf die Schleimhaut oder auf das Innenohr wirken, sondern weil sie an der Mittelohrschleimhaut gut resorbiert werden und dann als Allgemeingifte wirken.

5. *Otalgan* wurde von Obermüller[1]) in die Ohrentherapie eingeführt. Es ist ein lipoidlösliches Glycerin-Opium-Pyrazolon-Gemisch von anästhesierend-osmotischer Wirkung und es besteht im wesentlichen aus Extr. opii und wasserfreiem Glycerin und ist eine Verbesserung des alten Kesselschen Mittels zur lokalen Anästhesie des Trommelfells. Dieser Zweck wird durch das Mittel gut erreicht, nicht aber wird der Zweck einer Besserung oder Heilung der ursächlichen Mittelohrentzündung erreicht. Das Mittel muß in der Hand des Unerfahrenen sogar als bedenklich erklärt werden, weil es durch Beseitigung der Schmerzen bei fehlender Besserung des Grundleidens verschlimmernd wirkt und eine Mastoiditis verdecken kann. Örtliche Reizwirkung hat das Mittel nicht, toxische Nebenwirkungen sind meines Wissens nicht beobachtet, bei der Neigung der Mittelohrschleimhaut, Gifte rasch zu resorbieren, wären solche indessen immerhin möglich, wenn ein Unerfahrener das Mittel -- besonders bei Kindern — in das Mittelohr einbringt.

6. *Atophenyl* (Lösung des Natriumsalzes des Atophans und der Salicylsäure zu gleichen Teilen) und das ihm ähnlich zusammengesetzte *Leukotropin* werden intramuskulär oder intravenös injiziert. Sie haben eine starke und ausgesprochen anästhesierende Wirkung auf das entzündete Mittelohr und auf das durch Mittelohrentzündungen bedingte Fieber. Spiess ist der Ansicht, daß durch die Anästhesie zugleich die Entzündung günstig beeinflußt und verringert wird. In den Fällen, in denen nach der Paracentese die Schmerzen zunächst persistieren, ist das Mittel vorzüglich. Im übrigen sollte wegen der Gefahr der Verschleierung nur der Erfahrene diese Mittel anwenden. Von schädlichen Folgen dieser Mittel ist nichts bekanntgeworden, wenn man indessen mit der Zusammensetzung der Mittel (Salicylsäure) rechnet, so wäre bei Mißbrauch derselben durch Anwendung zu häufiger und zu großer Gaben mit Schädigungen des peripheren Neurons der Cochlearis zu rechnen.

7. *Otosklerol* (Cimifugin 6,66%, Brom 36,3%, Phosphor 13,52%) wird zur Therapie der Otosklerose empfohlen. Ein Einfluß auf das Grundleiden im Sinne einer Besserung der anatomischen Veränderung ist nicht einwandfrei festgestellt und auch nicht anzunehmen, über erzielte Stillstände wird berichtet. Besserungen der subjektiven Geräusche kommen häufiger vor und sind wohl als Bromwirkung aufzufassen.

8. *Phosphor.* Er wurde früher in Form der Kassowitzschen Emulsion, als pflanzliches Mittel (Phytin) und in vielerlei anderen Variationen viel gegen Otosklerose gebraucht. Man wollte damit auf den Knochenprozeß einwirken, ihn mindestens zum Stillstand bringen. In den letzten Jahren ist es über das Mittel sehr still geworden, so daß mit augenfälligen Erfolgen desselben wohl nicht zu rechnen ist. Neuerdings ist Leicher[2]) dieser Frage erneut nähergetreten. Er nimmt auf Grund von Versuchen bei 70—80% der Otosklerotiker eine durch Störungen der inneren Sekretion bzw. konstitutionelle Anomalien bedingte

[1]) Obermüller: Med. Klinik 1920, Nr. 18.
[2]) Leicher: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 4, S. 74. 1923.

Blutkalkverminderung an und empfiehlt zur Hebung des Gesamtkalkes im Serum und zum Ausgleich eines Defizits an ionisiertem Calcium monate- bis jahrelange Darreichung von Phosphor neben anderen Maßnahmen. Andererseits sind auch toxische Schädigungen durch Phosphor bekanntgeworden, wohl durch Einwirkung auf das periphere Neuron des Cochlearis. So berichtet Castex[1]) über einen Fall von Taubheit nach 6 Injektionen von Phosphoröl.

9. *Jod*, in innerlicher Darreichung, wirkt häufig günstig auf Innenohrschwerhörigkeit und Sausen in Fällen, in denen andere Mittel versagen. In gelegentlichen Fällen kann die Wirkung eine ganz hervorragende sein. Es ist schwer zu sagen, worauf die Wirkung beruht. Um Residuen einer Lues dürfte es sich nur gelegentlich handeln. Im allgemeinen muß man wohl mit einer die Resorption anregenden Wirkung auf alte Entzündungsprozesse rechnen oder mit der Einwirkung auf die Gefäße bei zugrunde liegender Arteriosklerose.

10. *Panitrin*, von Schwerdtfeger in die Ohrentherapie eingeführt, soll hinter dem Ohr subcutan injiziert werden. Es soll durch Einwirkung auf die Zirkulation im Kopf und Ohr hörverbessernd und Geräusche beseitigend wirken, also mehr in mittelbarer Weise wie durch unmittelbare Einwirkung auf den Acusticus. Die Berichte lauten nicht günstig, was auch meinen eigenen Erfahrungen entspricht, besonders die hörverbessernde Wirkung wird ziemlich allgemein abgelehnt, während die Einwirkung auf das Schwindelgefühl günstiger beurteilt wird [Eschweiler[2])]. Kobrak glaubt sogar zwei Mittelohrexsudate auf Panitrinbehandlung zurückführen zu müssen. Besserung der subjektiven Geräusche wurde bei der Otosklerose in etwa 10% der Fälle beobachtet, bei der Innenohrschwerhörigkeit wurde das Sausen in etwa 14% der Fälle beseitigt, in 39% der Fälle gebessert, und zwar vorzugsweise bei frischer Innenohrschwerhörigkeit, die im Anschluß an Mittelohrleiden entstand (Mayer). Birkholz[3]) wiederum will Erfolge, so gering sie auch sind, besonders bei subjektiven Geräuschen der Otosklerotiker beobachtet haben. Er rechnet im übrigen mit der Beseitigung der Hypertonie der glatten Muskulatur und dem Tonus der Kopfgefäße und hält es für möglich, daß der Panitrinversuch am Ohr darlegen könne, ob dessen Gefäße präsklerotisch oder sklerotisch verändert sind. Isolierte Otosklerose wäre zu diagnostizieren bei fehlender Hypertension und so gut wie fehlendem Erfolg von Panitrin bezüglich des Ohrenleidens, während eine isolierte Präsklerose bei guter Beeinflußbarkeit des Ohrenleidens angenommen werden könnte[3]). Zunächst muß man dieses wohl in das Bereich der Hypothese verweisen.

11. *Atropin* kann bei Otitis interna subjektive Geräusche beseitigen, ohne daß es möglich wäre, eine bestimmte Indikation anzugeben. Es wird gewöhnlich innerlich gereicht und oft vergeblich. Worauf die Wirkung beruht — ob auf irgendeiner Beeinflussung der Gefäße, der inneren Sekretion oder auf einer anderen Ursache —, ist ganz unbestimmt, es kommt also immer nur auf den Versuch an. Sicher ist aber, daß gelegentlich augenfällige und anhaltende Wirkung erzielt wird in Fällen, in denen sonst kein Mittel wirksam war. Es müssen also anscheinend, damit das Mittel wirken kann, ganz bestimmte ätiologische Voraussetzungen erfüllt sein. O. Müller[4]) sieht die günstige Wirkung des Atropin in einem regulierenden Einfluß auf das vegetative Nervensystem, hält aber, wie Hagen, auch eine Beeinflussung der Capillaren für möglich.

[1]) Castex: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 38, S. 3. 1900.

[2]) Eschweiler: Folia-oto-laryngol. II. Tl. Ref.: Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. u. Rhino-Laryngol. S. 336. 1924.

[3]) Birkholz: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 7, S. 253. 1924.

[4]) Müller, O.: Die Capillaren in gesunden und kranken Tagen. F. Enke 1922.

12. *Pilocarpin* wirkt — subcutan injiziert (2%) oder intern gegeben — häufig hörverbessernd bei der Labyrinthitis und den Erkrankungen des peripheren Acusticus, wenn das Leiden noch nicht zu alt ist. Die Wirkung ist keine sichere, aber doch andererseits in manchen Fällen deutlich und sehr ausgesprochen. Bemerkenswert ist, daß der Erfolg nicht an die diaphoretische Wirkung gebunden ist, denn ich sah wiederholt eine hörverbessernde Wirkung in Fällen, in denen jede schweißtreibende Wirkung ausblieb. Das gleiche beobachtete E. Urbantschitsch[1]). Es hat hiernach den Anschein, als wirke das Mittel unmittelbar auf den Hörnervenapparat. Über die Art und Weise dieser Wirkung fehlt zur Zeit noch jede Erklärung. Da Pilocarpin vaguserregend, gefäßerweiternd wirkt, bringen manche Autoren die hörverbessernde Wirkung hiermit zusammen, und Kobrak[2]) spricht in diesem Sinne von einem „Training" des vegetativen Nervensystems.

13. *Strychnin.* In der Form von subcutanen Injektionen oder intern angewendet sieht man häufig, aber keineswegs regelmäßig eine hörverbessernde Wirkung bei Innenohrerkrankungen, die kaum sehr groß ist, unter Umständen aber doch so beträchtlich, daß sie ins Gewicht fällt. Man könnte, wenn man an die Einwirkung des Strychnins auf die Gefäße denkt, an eine Verbesserung der Blutzirkulation denken, man könnte auch, da Strychnin die Reflexerregbarkeit steigert, sich denken, daß durch das Mittel die Reizschwelle der Zentren oder der noch erhaltenen Nervenelemente erniedrigt wird, so daß der Hörnervenapparat nunmehr auf Schallreize anspricht, die sonst unter der Schwelle bleiben. Neuerdings berichtet auch Beck[3]) über auffallende Heilerfolge bei Schwindelgefühl, subjektiven Geräuschen und Schwerhörigkeit, besonders bei Störungen auf vasomotorischer Grundlage.

14. *Die nichtspezifische Vaccinetherapie* wurde in letzter Zeit auch in die Otologie eingeführt (Zimmer, Leidler und Stransky), um im Sinne einer Reiztherapie auf den Acusticus bzw. seine Erfolgsorgane einzuwirken. Die Auswahl der Vaccine kann nach der gewebsspezifischen Betonung erfolgen. So haben z. B. gewisse Bakterienautolysate nach Döllke Beziehungen zu Nervenerkrankungen. Leidler und Stransky[4]) empfehlen die intramuskuläre Anwendung der Staphylokokkenvaccine oder des Vaccineurins. Sie erzielten günstige Erfolge gegen Schwerhörigkeit und besonders gegen Schwindel, auch wenn er schon lange bestand. Am wenigsten wurden subjektive Geräusche beeinflußt. Die Heilerfolge wurden erzielt bei mannigfachen Innenohrerkrankungen, die mit Veränderungen im Ductus cochlearis, im Ganglion spirale, in den feinen Nerventeilen der Schnecke und im Nervenstamm einherzugehen pflegen. Daß die Wirkung an eine bestimmte Ätiologie oder an eine bestimmte Grundkrankheit gebunden ist, läßt sich bisher nicht sagen. Worauf die Wirkung der Proteinkörpertherapie des Acusticus beruht, ob auf Leukocytose oder sonstigen humoralen Veränderungen oder auf Abschwächung bzw. Vernichtung bakterieller usw. Noxen, ist noch unbekannt. Wenn es zutrifft, daß jede Art von parenteraler Eiweißeinverleibung Leukocytose bewirkt, dann muß nach Leidler und Stransky mit der Möglichkeit von Reiz- und Schwellungserscheinungen gerade an denjenigen Stellen gerechnet werden, die als Hauptangriffspunkte der Medikation gedacht sind. Der Octavus verläuft ja größtenteils in engen Knochenkanälen. Verständlich ist es, daß unter diesen Umständen auch Verschlechterungen vorkommen, also gewisser-

[1]) Urbantschitsch, E.: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 58, H. 1. 1924.
[2]) Kobrak: Berlin. klin. Wochenschr. 1920, S. 185.
[3]) Beck: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 9, S. 222. 1924.
[4]) Leidler: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 58, H. 2. 1924.

maßen auch eine toxische Einwirkung. Leidler und Stransky beobachteten in vier Fällen eine gekreuzte Wirkung, d. h. Besserung des schlechteren Ohres, Verschlechterung des besseren.

15. *Chinin* wird innerlich gegen Schwindel angewendet und hat etwa in Dosen von 0,2 täglich 2—3mal auch sehr oft ausgezeichneten Erfolg. Nach Charkow soll Chinin lähmend auf den Vestibularis wirken. Die Besserung würde also hiernach auf einer gewissen und unmittelbaren Beeinträchtigung der Funktion des Vestibularis, also auf einer sedativen Wirkung beruhen. Außerdem wird dem Chinin in großen Dosen eine gefäßerweiternde Wirkung zugeschrieben. Daß aber das Chinin nicht nur auf den einen Anteil des Acusticus, sondern vorzugsweise auf den Cochlearis einwirkt, das zeigt die schon seit längerer Zeit bekannte Tatsache der Schwerhörigkeit und Taubheit durch Chinin. Während kleine und vorsichtige Chiningaben subjektive Geräusche vorübergehend günstig beeinflussen können, führt die Gabe häufiger und größerer Dosen leicht zur Taubheit oder Schwerhörigkeit vom Charakter der Innenohrschwerhörigkeit. Ob dieses früher oder später, leichter oder schwerer geschieht, ist individuell sehr verschieden und hängt augenscheinlich von der sonstigen Beschaffenheit und Disposition des Cochlearis ab. Während man nun früher, wie beim Salicyl, allgemein in Blutungen in die Nervensubstanz die Ursache der Chininschädigung sah, ist es das große Verdienst von Wittmaack, hier gründliche Klarheit geschaffen und auf experimentell-histologischem Wege nachgewiesen zu haben, daß es sich in allen diesen Fällen von Schwerhörigkeit oder Taubheit durch Chinin um eine Degeneration des peripheren Neurons des Cochlearis handelt, worüber bereits an anderer Stelle eingehend gesprochen wurde. Es kann deshalb auf S. 635 Bezug genommen werden.

16. *Die Salicylsäure* wirkt in kleinen Dosen günstig auf die subjektiven Empfindungen bei akuten Entzündungen des Ohres und kann gleichfalls subjektive Geräusche vorübergehend bessern oder beseitigen. In größeren und häufigen Gaben wirkt es aber gehörschädigend wie das Chinin, indem es gleichfalls eine Degeneration des peripheren Neurons erzeugt (s. S. 635).

17. *Arsen* hat in den üblichen kleinen arzneilichen Dosen, wie sie bei Chlorose, Anämie, Neurasthenie usw. üblich sind, keine schädigenden Wirkungen auf den Acusticus. Toxische Dosen aber können zur Schwerhörigkeit oder Taubheit führen. Nach den von Blau[1]) mit Sol. arsen. Fowler angestellten Versuchen macht auch Arsen nicht Blutungen, wie man früher annahm, sondern es führt im Sinne der Wittmaackschen Untersuchungen wie das Chinin, Salicyl, Aspirin usw. zur Degeneration des peripheren Neurons mit Bevorzugung des Ganglion spirale.

18. *Quecksilber.* Eine Schädigung des Acusticus durch Quecksilber habe ich selbst nicht beobachtet, wohl aber — besonders bei gleichzeitiger Darreichung von Jod — stets ein vortreffliches Zurückgehen der durch Lues bedingten Innenohrschwerhörigkeit. Doch soll nicht in Abrede gestellt werden, daß es Fälle gibt, bei denen sich das Quecksilber gegenüber der luetischen Schwerhörigkeit refraktär verhält, auch daß es Idiosynkrasien gibt, also Fälle, bei denen das Quecksilber auch in den üblichen arzneilichen Dosen gleich dem Salvarsan im Sinne einer Herxheimerschen Reaktion wirkt. In diesen Fällen muß wohl mit Schwellungen in den engen Knochenkanälen des Acusticus wie beim Salvarsan gerechnet werden. Es wird auch von Neurorezidiven des Acusticus durch Quecksilber berichtet. Ich selbst sah sie in einer langen Tätigkeit nie, sie müssen also wohl ungemein selten sein.

[1]) Blau: Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 65. 1905.

19. *Salvarsan.* Über die Einwirkungen des Salvarsans auf das Innenohr habe ich mich an anderer Stelle (S. 652) so eingehend ausgesprochen, daß wohl hierauf Bezug genommen werden darf.

20. *Wismut.* Über die Wirkungen des Wismut auf die Lues des Acusticus liegen, soweit mir bekannt, Berichte noch nicht vor. Es muß aber wohl ohne weiteres vorausgesetzt werden, daß es wie gegenüber der Lues anderer Nerven so auch gegenüber den luetischen Erkrankungen des Innenohres wirksam ist. Die Abtötung der Spirochäten erfolgt anscheinend durch eine kombinierte Wirkung der Organsubstanzen und des Wismuts. Da es vielfach als starkes Gift wirkt (z. B. auf Nieren, Darm, Mundschleimhaut usw.), muß auch die Möglichkeit toxischer Wirkungen auf den Acusticus in Betracht gezogen werden, wenn die Dosierung und die Art des Präparates nicht die richtigen sind. Beobachtungen dieser Art sind meines Wissens noch nicht bekanntgegeben worden. Dieser möglichen toxischen Wirkungen wegen dürfen nur erprobte Präparate, wie z. B. das Spirobismol in intramuskulärer Injektion zur Anwendung kommen. Im allgemeinen gilt es als das Medikament der Wahl in allen Fällen, wo allein der Wassermann die Indikation zur Behandlung abgibt oder aber, wo es sich um viscerale oder Neurolues handelt oder endlich, wo Salvarsan nicht vertragen wird [Citron[1])]. Es ist also für die seropositiven asymptomatischen Fälle und für die viscerale und Nervenlues die absolute Indikation für Wismut gegeben.

21. *Veronal- und Luminalvergiftung* kann nach Fremel und Herschmann[2]) Schwindel und Nystagmus erzeugen. Es wird eine Einwirkung auf die Gefäße angenommen.

22. Dem *Amylnitrit*, *Coffein*, *Papaverin* wird, wie dem schon erwähnten Strychnin und Panitrin, durch Einwirkung auf die Gefäße eine vorteilhafte Beeinflussung der Hörsphäre zugeschrieben. So soll besonders das Amylnitrit bei durch arterielle Anämie bedingtem Ohrensausen und bei Otalgie sich als nützlich erweisen können [Szász[3])].

23. *Urotropin* ist hier anhangsweise mit zu erwähnen, obwohl es lediglich gegen die otogene Meningitis zur Anwendung kommt. Gebraucht wird es als internes Mittel, besonders aber zur intravenösen Injektion. Nach Boss[4]) spaltet es — am besten bei 33° und in saurer, aber auch neutraler und alkalischer Lösung — Formaldehyd ab Letzteres ist stets im Urin und Blut, dagegen nie im Liquor nachweisbar. Letzteres spricht aber nach Boss nicht gegen die therapeutische Wirksamkeit, da das Formaldehyd in statu nascendi bactericid wirken kann, um sich dann nachher dem Nachweis zu entziehen.

II. Stoffe, die das Ohr schädigen können, ohne zur Zeit als Heilmittel des Ohres zu gelten.

1. *Chloroform*, *Äther.* Eine vollständig gesunde Patientin von Castex wurde nach einer einstündigen Chloroformnarkose dauernd und vollständig taub. Auch Äther soll ähnlicher Wirkungen fähig sein, so daß mit der Möglichkeit einer toxischen Wirkung dieser Mittel auf den Acusticus gerechnet werden müßte, deren Natur und Lokalisation zunächst unbekannt sind. Es scheint sich hier aber nur um gelegentliche Einzelheiten von so außerordentlicher Seltenheit zu handeln, daß praktisch mit ihnen nicht gerechnet zu werden braucht.

---

[1]) Citron: Zeitschr. f. ärztl. Fortbild. 1924, Nr. 7.

[2]) Fremel u. Herschmann: Med. Klinik 1921.

[3]) Szász: Folia-oto-laryngol. II. Tl. Ref.: Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. u. Rhino-Laryngol. Bd. 23, H. 11 u. 12. 1925.

[4]) Boss: Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 2, S. 111. 1923.

2. *Äthylalkohol, Methylalkohol.* Über seine Wirkungen auf den Acusticus s. S. 635.

3. *Nicotin.* Siehe über seine Einwirkungen auf den Acusticus S. 635.

4. *Haschisch* soll gleichfalls den Cochlearis schädigen können. Experimentelle Untersuchungen zur Klärung von Natur und Sitz der Schädigung liegen meines Wissens nicht vor.

5. *Kohlenoxydgasvergiftungen* können Schädigungen des Acusticus hinterlassen (s. S. 650).

6. *Chenopodium vermifugum* und

7. *Blei* werden gleichfalls zu den Cochlearisgiften gezählt. Meines Wissens liegen indessen bisher nur klinische Beobachtungen vor, während histologische Feststellungen bezüglich Art und Sitz der Schädigung noch ausstehen.

8. *Bakteriengiften* unterliegt der Acusticus, besonders das periphere Neuron und der Stamm des Cochlearis oft und leicht. In Betracht kommen septische Allgemeininfektionen und besonders zahlreiche akute und chronische Infektionskrankheiten wie Scharlach, Typhus, Masern, Fleckfieber, Grippe, Mumps, Lungentuberkulose, Lues. Diesbezüglich kann auf die ausführlichen Erörterungen auf S. 633, 650, 651 Bezug genommen werden.

9. *Toxische Stoffwechselprodukte* spielen in der Pathologie des Innenohres eine erhebliche Rolle. So entstehen Labyrinthitiden auf hämatogener bzw. konstitutioneller Grundlage (Nephritis, Leukämie, perniziöse Anämie usw.), oder es kommt zur Degeneration des peripheren Neurons des Cochlearis (Diabetes, Gicht usw.). Näheres hierüber ist auf S. 635, 636, 637 ausgeführt worden. Über die Beziehungen konstitutioneller Leiden zur genuinen Neuroepitheldegeneration s. S. 621.

10. *Liquorgifte.* Die Kenntnis der den Liquor labyrinthi nach Qualität und Quantität verändernden Mittel geht von Wittmaack aus, der experimentell an Tieren durch Liquorbeeinflussung typische Veränderungen an den Cuticulargebilden zu erzeugen vermochte und hierauf seine Lehre von der Entstehung der genuinen Labyrinth- bzw. Neuroepitheldegeneration und vom Hydrops labyrinthi aufbaute (siehe hierüber S. 621). Zu den Mitteln, die auf den Liquor qualitativ einwirken, gehören nach Wittmaack Säuren, ferner wird nach der Annahme Wittmaacks der Alkalescenzgehalt des Liquors beeinträchtigt durch Stoffwechselprodukte bei konstitutionellen Leiden wie Diabetes, Nephritis, Kachexie, Sarkomatose, Tuberkulose usw. sowie bei stärkerer Eiterzersetzung im Verlaufe örtlicher Mittelohreiterungen oder durch bei der Operation in der Gegend der runden Fensternische stehengebliebenen Schleimhautreste. In allen diesen Fällen kann durch die runde Fenstermembran hindurch der Liquor beeinflußt werden, oder es kommt zur Einschwemmung von Reizstoffen mit konsekutiver pathologischer Über- oder Unterproduktion der Endolymphe (S. 621). Exaktes Wissen über diese noch in der Entwicklung und Ausbildung begriffenen Fragen entstammt zunächst nur den Tierexperimenten Wittmaacks. Alles, was sich auf den Menschen bezieht, ist hierher geschlossen und gefolgert worden. Man kann jedenfalls zunächst auch nur von Liquorgiften sprechen, denn den Liquor auch zu Heilzwecken günstig zu beeinflussen, wenn nach Art oder Menge pathologische Veränderungen desselben durch Krankheiten oder Gifte anzunehmen sind, dieses Problem ist bisher noch nicht in Angriff genommen worden.

Labyrinthneurosen.

Von

W. Kümmel

Heidelberg.

Zusammenfassende Darstellungen.

Die ältere Literatur, bis 1911, findet sich in Hitzigs Monographie „Der Schwindel" aus Nothnagels Handb. d. inn. Med. Bd. XII; 2. Aufl., von J. Ewald u. Wollenberg. Wien 1911. Die spätere Literatur s. bei R. Leidler im Abschnitt „Der Schwindel" aus dem Handb. d. Neurol. d. Ohres (G. Alexander, O. Marburg, H. Brunner) Bd. I, S. 586. Wien 1923.

Als Labyrinthneurosen pflegt man Symptomenkomplexe zu bezeichnen, bei denen in der Regel die akustische Funktion des Labyrinths wenig oder gar nicht beteiligt ist, so daß man eigentlich besser von „Vestibularneurosen" reden würde. Wie weit bei ihnen aber tatsächlich eine Funktionsstörung am Vestibularapparat oder an den zu ihm gehörigen peripheren oder zentralen Nervenbahnen im Spiele ist, bleibt vielfach unsicher. Wenn man an dem Grundsatz festhält, daß nur solche Funktionsstörungen rein psychogen sein können, die der Mensch auch willkürlich, wenn auch nur bei besonderer Veranlagung oder Übung, hervorbringen kann, so ist es fraglich, ob das für Störungen der vestibulären Funktionen überhaupt in Betracht kommt. Immerhin sprechen eine Reihe von Erfahrungen dafür, in erster Linie solche bei Kriegsneurosen: bei solchen, die zu mehr oder weniger schwerer psychogener Schädigung des Hörvermögens geführt hatten, fanden Th. Albrecht[1]), Dölger, Zange[2]), Güttich[3]) wiederholt auch starke *Übererregbarkeit des Vestibularis* für Drehreize und für Abkühlung, manchmal auch nur für einen dieser Reize. Das braucht aber keine „Übererregbarkeit des Endorgans im engeren Sinne" [Alexander[4])] zu sein, sondern kann auch durch „Überempfindlichkeit der Zentralstelle" zustande kommen, wie sie bei der Hysterie, Neurasthenie usw. als neuropathische Überreizbarkeit gerade in solchen Fällen meistens besteht. Ebenso kann auch eine Herabsetzung der Erregbarkeit des Vestibularis bei den gleichen Versuchen aus allgemeiner Apathie oder Indolenz erklärt werden, wie z. B. in den Fällen von A. Barth[5]) und Güttich (Fall 11). Ist diese Herabsetzung freilich sehr hoch-

[1]) Albrecht, Th.: Schallschädig. im Felde. Zeitschr. f. Laryngol. usw. Bd. 18, S. 128ff. 1915.

[2]) Zange: Hyst. Funktionstörungen usw. Münch. med. Wochenschr. 1915, S. 957.

[3]) Güttich: Vestibularisbefunde bei hyster. Ertaubten. Passows Beitr. Bd. 11, S. 232. 1919.

[4]) Alexander u. Brunner: Labyr. Übererregbarkeit. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 3, S. 243. 1922.

[5]) Barth, A.: Differentialdiagnose organischer und psychogener Hörstörungen. Dtsch. med. Wochenschr. 1918, S. 993.

gradig, so wird man an eine organische Schädigung des Vestibularapparates auch dann denken müssen, wenn die begleitende Taubheit sicher psychogen ist: das nimmt z. B. Güttich in seinem Fall 1 an, doch möchte ich gerade bei diesem die lange Dauer und die allmähliche Abnahme der Untererregbarkeit noch nicht, wie er, als genügenden Grund für diese Deutung betrachten, weil bei dem Patienten die begleitende, doch sicher psychogene, Stummheit auch außergewöhnlich hartnäckig und noch nach Monaten nicht beseitigt war.

Man wird aber zu den Labyrinthneurosen nicht nur die durch *rein seelische* Einflüsse entstandenen zählen dürfen, sondern auch die durch solche unter *Vermittlung des vegetativen Nervensystems* bei Vagotonie, Sympathicotonie usw. entstandenen. Diese betrachtet z. B. Kobrak[1]) als häufige Ursachen von „*Octavuskrisen*": Zuständen, die sich durch subjektive Schwindelerscheinungen, „subjektive" sausende Geräusche und Übelkeit, evtl. auch Erbrechen charakterisieren, also auch das typische Bild des Menièreschen Symptomenkomplexes darbieten. Bei allen von ihm berichteten Fällen bestanden sicher organische Erkrankungen am mittleren oder am inneren Ohre oder an beiden, zum Teil allerdings ziemlich leichter Art, doch ist bei den meisten dieser Fälle eine psychische Komponente nicht zu verkennen, übrigens auch von ihm selbst hervorgehoben. Die Patienten zeigten aber dabei eine deutliche Wirkung eines oder mehrerer der „vegetativen Pharmaka" auf das Labyrinth: Steigerung oder Erniedrigung seiner Erregbarkeitsschwelle; und diese Wirkung auf den Vestibularis trat meistens stärker hervor, als die bekannten Wirkungen der gleichen Pharmaka auf den Gesamtorganismus. Wieweit diese Einflüsse tatsächlich durch das Gefäßsystem vermittelt werden, läßt sich vorerst wohl noch kaum feststellen. Kobrak möchte aber auch bei organischen Erkrankungen die vegetativ-neurotischen Einflüsse eben für die *Auslösung* der Anfälle, die „Krisen", verantwortlich machen, die in dem körperlich veränderten Labyrinth einen besonders günstigen Platz für ihre Auswirkung finden. Zusammenhänge mit endokrinen Störungen werden auch hier vielfach geltend gemacht: Kobrak registrierte bei 25 Fällen die ersten oder die letzten Krisen im Frühjahr 11mal, im Herbst 7mal, im Sommer und Winter zusammen nur 7mal, also viel seltener. Das wäre eine Analogie zum „Frühlingsgipfel der Tetanie". Von anderer Seite sind derartige Beobachtungen aber bisher noch nicht mitgeteilt.

Von verschiedenen Autoren [vgl. Leidler und Löwy[2])] sind für diese Reizerscheinungen am Vestibularorgan die Wittmaackschen Untersuchungen über den „*Hydrops labyrinthi*"[3]) herangezogen worden. Wittmaack hat ja beobachtet, daß qualitative oder quantitative Veränderungen der Labyrinthflüssigkeiten, entweder durch Störungen an den sie erzeugenden Zellen im Labyrinth, oder durch Störungen im Arachnoidealsacke herbeigeführt werden können. An anderer Stelle dieses Handbuches wird diese Frage erörtert sein. Hier möchte ich nur darauf hinweisen, daß dieselben Änderungen in der Zusammensetzung oder im Druck, wie im Hirnwasser, naturgemäß auch in der durch den Ductus perilymphaticus von ihm abgeleiteten Perilymphe auftreten müssen; die Endolymphe ist von dieser aber nur durch dünne osmotische Membranen abgeschlossen, so daß alle diese Änderungen auch auf sie notwendig einwirken müssen. Da solche Änderungen aber durch das vegetative Nervensystem und Störungen

[1]) Kobrak: Angioneurotische Octavuskrise. Passows Beitr. Bd. 18, S. 305. 1922.

[2]) Leidler u. Löwy: Schwindel bei Neurosen. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 57, S. 26, 110, 130, 193. 1923. Vgl. auch Löwy: Beziehungen zwischen Psyche und Statik. Zeitschr. f. d. ges. Psychiatrie u. Neurol. Bd. 65.

[3]) Wittmaack: Liquorsekr. usw. Festschr. f. Urbantschitsch (Klin. Beitr. z. Ohrenheilk.), S. 675. Wien 1920.

in dessen Tätigkeit wieder durch seelische Einflüsse zustande kommen können, läßt sich so eine seelisch verursachte Störung am Vestibularapparat wohl erklären. Mehr als eine Hypothese ist das aber nicht.

Rein *unmittelbare psychische Einflüsse* auf die vom Labyrinth ausgehenden objektiven Reaktionsbewegungen sind aber auch wiederholt festgestellt worden. So hat GRIESMANN[1]) es wahrscheinlich gemacht, daß die „Zeigereaktion" rein seelisch stark beeinflußt werden kann. Viel leichter ist das natürlich noch bei den subjektiven Empfindungen der Fall, über die bei solchen Labyrinthneurosen gewöhnlich in erster Linie geklagt wird. Es ist gewiß zweckmäßig, wenn man, wie LEIDLER und LÖWY betonen, zunächst einmal bei möglichst vielen Fällen solcher Störungen die subjektiven und objektiven Symptome genau festzustellen sucht und danach ermittelt, bei welchen organischen und psychischen Erkrankungen sie bemerkbar werden. Diese Arbeit ist aber bisher nur sehr unvollkommen durchgeführt, und wir sind deshalb auch noch gar nicht recht in der Lage, ein Urteil darüber abzugeben, ob die Erscheinungen, die man bei diesen Erkrankungen wahrnimmt, überhaupt tatsächlich vom vestibulären Labyrinthanteil verursacht werden.

Die *Symptome*, die in Betracht kommen, sind: subjektiv Schwindelgefühle, Übelkeit, Kopfschmerzen; objektiv Gleichgewichtsstörungen, Erbrechen, ferner Störungen an den Augenmuskeln und Abweichungen in der Innervation der Extremitätenmuskeln. Daneben kommen noch subjektive Empfindungen komplizierter Art in Betracht, wie z. B. das Gefühl von verändertem Gewicht der eigenen Glieder oder der auf ihnen ruhenden Belastung; und diesen subjektiven Zeichen parallel geht das Abweichen eines Gliedes oder des Kopfes aus der beabsichtigten Lage, wie das z. B. als Arm-Tonusreaktion [WODAK und FISCHER[2])] beschrieben ist.

LEIDLER und LÖWY haben eine große Zahl verschiedener Neurosen genau analysiert, bei denen der Schwindel in den Symptomen eine wesentliche Rolle spielte, und diese Fälle systematisch zu ordnen versucht. Bei ihnen allen handelt es sich um „vegetative Anfälle", von denen die Autoren *physio-vegetative* und *psycho-vegetative* unterscheiden: die ersteren sind durch körperliche, die letzteren durch psychische Veranlassungen ausgelöst. In den reinen psychovegetativen Formen zeigen sich dabei nur „vegetative" Symptome, in der „hysterovegetativen" Form treten dazu typisch hysterische Zeichen, die hier ja nicht näher erörtert zu werden brauchen. Nach der Annahme der beiden Autoren wird durch die Psyche in solchen Fällen das „vasovegetative" System und weiterhin durch dieses der Vestibularapparat erregt. Das letztere kann peripher im Labyrinth oder zentral in den vegetativen Zentren erfolgen.

Von objektiv wahrnehmbaren Erscheinungen solcher Störungen konstatieren sie am regelmäßigsten den spontanen Nystagmus, in Dauer, Stärke und Qualität sehr wechselnd, manchmal abhängig von der Kopf- und Körperhaltung, der Blickrichtung usw. Oft besteht Schwanken bei geschlossenen Augen und Füßen („ROMBERGsches Symptom"), ferner Gangstörungen, Fallneigung bis zu tatsächlichem Umfallen: alle diese Erscheinungen oft mit ganz bestimmter Richtungstendenz, und oft wiederum abhängig von der Körper- und Kopfhaltung, in vielen Fällen nur bei Augenschluß, in anderen bei bestimmten optischen Eindrücken (eine Patientin fiel z. B. nach links um, als ein Eisenbahnzug von rechts nach links an ihr vorüberfuhr). Alle diese Symptome bestehen sämtlich, oder nur einzelne von ihnen, bisweilen dauernd, bisweilen aber auch nur während der Anfälle. Die „Zeigeversuche" (BÁRÁNY), auf die hier nicht näher eingegangen zu werden

---

[1]) GRIESMANN: Psychogenes Fehlen der Zeigereaktion. Münch. med. Wochenschr. 1922, S. 234.

[2]) WODAK u. FISCHER: Arm-Tonus-Reaktion. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 3, S. 215. 1922.

braucht, fielen sehr verschieden aus, in fast der Hälfte der Fälle wie bei Gesunden. Bei Reizung der Bogengänge durch Drehung oder durch Abkühlung („kalorisch") zeigten die Patienten bald normales Verhalten, bald Über- und Untererregbarkeit. Zuweilen traten abnorme Nystagmusformen auf, seltener abnorme Reaktionsbewegungen des Körpers oder Kopfes.

Subjektiv standen die „Scheinbewegungen" in erster Linie, und zwar wurden sie zum Teil als solche des Körpers, zum Teil als solche der Umgebung oder der Unterlage empfunden, öfter mit ganz bestimmter Richtungstendenz als ohne solche; auch die Vorstellung des Schwebens oder Fliegens kam vor.

Die subjektive Scheinbewegung der Umgebung oder des eigenen Körpers, die durch eine Labyrinthreizung experimentell erzeugt wird, stellte sich bei diesen Patienten recht verschieden dar. Dabei ist nun zu beachten, daß die Angaben der verschiedenen Autoren über das Verhalten gesunder Menschen dabei auch verschieden lauten: Bechterew gibt [s. bei Wittmaack[1]), S. 97] an, daß die Scheinbewegung der Umgebung der des eigenen Körpers entgegengerichtet sei, Hitzig und Bárány, daß beide gleichgerichtet seien. Leidler und Löwy heben nun als besonders charakteristisches Symptom für die Vestibularneurosen hervor die „Richtungsgleichheit von Schein- und Reaktionsbewegungen". Bei körperlicher Labyrinthreizung, die durch einen Nystagmus charakterisiert wird, gehen die Reaktionsbewegungen des ganzen Körpers, der Augen und der Extremitäten immer in der Richtung der langsamen Nystagmuskomponente, die Scheinbewegung der Umgebung in entgegengesetzter Richtung. Bei diesen Neurosen wurde aber in einer großen Zahl von Fällen, sowohl während wie auch außerhalb eines spontanen oder experimentell erzeugten Schwindelzustandes, eine Scheinbewegung der Umgebung in der gleichen Richtung wahrgenommen, nach welcher hier auch die Reaktionsbewegungen erfolgten. Besonders interessant ist die Tatsache, daß man solchen Kranken in der Hypnose Bewegungsvorstellungen mit bestimmter Richtung suggerieren kann und daß dann meistens unbewußte Reaktionsbewegungen nach der suggerierten Richtung hin auftreten. Wenn eine solche Richtungssuggestion, z. B. nach rechts, gegeben wurde, so zeigte die Versuchsperson also nach rechts vorbei; wurde sie dabei gleichzeitig auf dem Drehstuhl entgegen dieser Richtungssuggestion, also nach links gedreht, so erfolgten nach Stillstand der Drehung ihre Reaktionsbewegungen fast immer im Sinne der suggerierten Richtung nach rechts und nicht im Sinne des realen Labyrinthreizes nach links. Ohne Zweifel kann also die Psyche die durch die organische Labyrinthreizung veranlaßten Reaktionsbewegungen stark beeinflussen und selbst völlig aufheben oder gar umkehren. Löwy bezeichnet diese Erscheinung als ein „psychostatisches Phänomen", als „induzierte Mitbewegung".

Zu solchen induzierten Mitbewegungen besteht bei vielen Neurosen eine erhöhte Bereitschaft, die Löwy als einen Ausdruck der allgemein erhöhten Reizbarkeit des gesamten Nervensystems betrachtet. Er denkt daneben allerdings auch an die Möglichkeit, daß die organische Labyrintherregung, der „physiostatische Reiz", in diesen Fällen durch die psychischen Einflüsse zurückgedrängt, also zu schwach würde, um die entgegengesetzt gerichteten normalen labyrinthären Reaktionsbewegungen auszulösen.

In diese Gruppe der psychischen Beeinflussung von vestibulären Empfindungen gehören auch die Phantasien und Träume, die solche Patienten öfters haben. Vielfach sind es keine unangenehmen, sondern im Gegenteil mit Behagen genossene Empfindungen: Fliegen, Schaukeln im Schiff, Sprünge in den Ab-

[1]) Wittmaack: Funktionsprüfungen des Vestibularapparates. Verhandl. d. dtsch. otol. Ges. 1911, S. 75.

grund u. dgl. m.: Empfindungen sowohl von Lust wie von Unlust bei realen solchen Bewegungen sind ja auch bei Gesunden vorhanden, und man kann wohl sagen, daß die Unlustempfindungen bei solchen überwiegen, deren ganzer statischer Apparat eine geringe Leistungsfähigkeit besitzt: demjenigen, der gut balancieren kann, wird die Vorstellung des Seiltanzens ein Vergnügen sein, demjenigen, dem solche Kunststücke nicht liegen, eine Qual. Worauf nun diese verschiedene Befähigung beruht, bleibt vorerst wohl unbekannt. Sicher ist ja, daß Leute mit normal leistungsfähigem Labyrinth in beide Kategorien gehören können, wie umgekehrt auch Leute, deren Labyrinth mehr oder weniger geschädigt ist.

Die ganzen Beziehungen zwischen den psychischen und den vom Labyrinth ausgelösten Bewegungsvorstellungen und Bewegungsvorgängen bedürfen jedenfalls noch eingehenden Studiums. Besonders auch die Frage, ob tatsächlich, wie Leidler und Löwy finden, dem neurotischen Schwindel die Richtungsgleichheit von Scheinbewegung und Reaktionsbewegung allein zukommt. Die Schwierigkeiten liegen hier besonders in der Tatsache, daß wir für die Beurteilung solcher Störungen ganz vorwiegend, manchmal ausschließlich, auf die subjektiven Angaben der Patienten angewiesen sind. Diese letzteren können aber ebensowohl durch liebevolle Vertiefung in die Beobachtung der Symptome wie andererseits durch Mißempfindungen dabei beeinflußt werden.

Keinesfalls läßt sich das Bild der Vestibularneurosen als ein wohl umschriebenes Krankheitsbild darstellen, ebensowenig läßt es sich regelmäßig irgendeiner Form der allgemeinen Neurosen einordnen. Leidler und Löwy dürften wohl recht haben, wenn sie sagen, daß die Schwindelzustände bei Neurosen nur einen Teil oder eine Phase eines erscheinungsreichen Anfallsbildes darstellen, das sie als „vegetative Anfälle“ bezeichnen.

Psychogene Hörstörungen.

Von

W. Kümmel

Heidelberg.

Zusammenfassende Darstellungen.

1. Gradenigo, G.: Krankheiten des Labyrinths und des N. acust., in Schwartzes Handb. d. Ohrenheilk. Bd. II, S. 352. Leipzig 1893. — 2. Gradenigo, G., Manifest. der Hysterie am Gehörorgan. Jena 1886. — 3. Chavanne, Fl.: Oreille et hystérie. Paris 1901. — 4. Kehrer, F.: Spezielle Symptomatologie der Hysterie und Neurasthenie. Im Handb. d. Neurol. (Lewandowski, Bumke, Förster), Erg.-Bd., I. Teil. Berlin 1923. — 5. Goerke, M.: Die Kriegsschädigungen des N. octavus. Ebenda II. Teil. 1924. — 6. Urbantschitsch, V.: Lehrb. d. Ohrenheilk. 5. Aufl. Wien 1910.

In der älteren medizinischen Literatur findet sich eine ganze Reihe von Beobachtungen, die wir heute sicher als psychogene Störungen am Gehörorgan auffassen dürfen, wenn sie auch damals noch nicht als solche erkannt worden sind. Noch Itard, der 1821 einige sehr charakteristische und gut beobachtete Fälle dieser Art mitteilte, nimmt als deren Ursache Zirkulationsstörungen oder Nervenlähmung an, und erst Gendrin hebt 1846 deutlich die Beziehungen zwischen den hysterischen Sensibilitätsstörungen der Haut und der Schleimhäute einerseits und der Anästhesie der Sinnesorgane andererseits hervor. Gerade eine einseitige Hörstörung war es auch, bei der Gellé 1880 zuerst die, später bei anderen hysterischen Hemianästhesien ja viel studierte Erscheinung des „Transfert" beobachtete. Genauere ohrenärztliche Untersuchungen bei psychogenen Hörstörungen erfolgten aber erst durch Gradenigo (1, 2)[1]) und Chavanne (3), die auch die Geschichte dieses Kapitels eingehend gewürdigt haben, so daß hier auf ihre Angaben verwiesen werden darf.

Beide Autoren betrachten diese Störungen durchweg als eine, manchmal allerdings die auffallendste, Teilerscheinung einer wohlcharakterisierten Neurose, der Hysterie. Erst in den letzten etwa 10 Jahren hat man sich, besonders durch die Kriegserfahrungen, überzeugt, daß durch seelische Einflüsse auch eine ganze Menge von Funktionsstörungen herbeigeführt werden, die man früher hauptsächlich deshalb für organische Erkrankungen hielt, weil die typischen Erscheinungen der Hysterie („Stigmata") fehlten oder nicht auffielen. Hier ist aber nicht der Ort, auf diese allgemeinen Gesichtspunkte einzugehen, und es mag genügen, darauf hinzuweisen, daß die psychogenen Störungen im Gebiet des 8. Hirnnerven zwar auch Menschen mit ganz gesunder Psyche betreffen *können*, daß aber doch meistens leichte, schwer feststellbare, seltener erhebliche und leicht erkennbare psychische Abnormitäten die krankhafte Reaktion erst ermöglichen; das typische Krankheitsbild der Hysterie braucht jedoch nicht vorzuliegen

[1]) Die eingeklammerten Zahlen verweisen auf die zusammenfassenden Darstellungen S. 744.

[vgl. Boström[1]), Kehrer[2])]. Ähnlich wie die seelischen Erschütterungen im Kriege können schwere Katastrophen im Frieden wirken: Explosionen, Gruben-, Eisenbahnunglücke u. dgl. Wenn aber ohne solche, oft nach ganz geringfügigen Erregungen, psychogene Hörstörungen auftreten, so handelt es sich in der Regel um Leute, die mehr oder weniger ausgesprochen den Symptomenkomplex der *Hysterie* darbieten.

Damit nun unter diesen Vorbedingungen psychogene Hörstörungen entstehen können, muß entweder das Ereignis, das sie verursachte, mit einer heftigen Schalleinwirkung verbunden sein, oder es muß durch eine organische Krankheit, oder noch häufiger Verletzung, des Gehörorgans der *Weg gebahnt* sein, auf dem die allgemeine seelische Erschütterung gerade das Ohr erreichen kann. Natürlich können auch diese beiden Momente zusammenwirken, und das trifft besonders häufig im Kriege zu. Die Verletzung kann auch nur das äußere Ohr betreffen, und es genügt sogar die Einbildung einer solchen Verletzung (Gradenigo [1], S. 74); jedenfalls ist keine Verletzung nötig, die an sich das Hörvermögen schädigt.

Daß eine übermäßige *Schalleinwirkung* bei einem gesunden Menschen mit gesundem Gehörorgan die Schallwahrnehmung vorübergehend schädigen kann, ist ja eine bekannte Tatsache; hat ein Schall von bestimmter Tonhöhe eingewirkt, so kann die Schädigung sich gerade auf den entsprechenden Bezirk der Tonskala beschränken [Hegener[3]), Passow[4])]. Ob solche kurzdauernden Einwirkungen ohne eigentliche Verletzung des Gehörorgans doch körperliche, „mikroorganische" Veränderungen am Sinnesorgan erzeugen, wie das z. B. Passow nach den experimentellen Untersuchungen zahlreicher Autoren seit Wittmaack und nach seinen eigenen Erfahrungen bei Jägern, Kesselschmieden u. dgl. annehmen möchte, ist wohl noch unentschieden; ebenso die Beziehung dieser „*Vertäubung*"[5]) zur „Ermüdung" des Gehörnerven [vgl. H. Albrecht[6])]. Die Frage darf hier aber unerörtert bleiben, da sie in einen anderen Abschnitt dieses Handbuches gehört. Jedenfalls verschwindet im allgemeinen selbst eine erhebliche Störung nach Aufhören der Schalleinwirkung sehr rasch, längstens nach einigen Tagen. Wenn sie fortbesteht, ohne daß greifbare körperliche Veränderungen gefunden werden, so kann man nach allen Erfahrungen jetzt wohl sicher sagen, daß nicht das Empfindungsorgan unfähig wurde, eine Schallwirkung aufzunehmen und an das Zentrum zu übermitteln, sondern daß dessen Erregung nicht mehr den seelischen Vorgang des Bewußtwerdens auszulösen imstande ist. Hinsberg[7]) nimmt nach seinen Erfahrungen an frischen Fällen sogar an, daß auch während der anfänglichen, scheinbar vollständigen Taubheit doch das seelische Verständnis wenigstens für sehr laute Sprache fortbesteht, und Löwenstein[8]) kommt durch seine Versuche an Patienten in späteren Stadien zu demselben Schluß. Die schwierige Frage, ob deshalb die Hörstörung als „Simulation" bezeichnet werden darf, muß hier wohl unerhört bleiben, zumal sie doch mehr eine juristische und moralische als eine medizinische ist. Kehrer (4, S. 111) formuliert schematisch die verschiedenen Arten der seelischen Absperrung gegen Schalleindrücke so, daß diese entweder zwischen den beiden Vorgängen

[1]) Boström: Zeitschr. f. d. ges. Psychiatrie u. Neurol. Bd. 40, S. 307. 1918.
[2]) Kehrer: Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. Bd. 58, S. 401, 462. 1917.
[3]) Hegener: Passows Beitr. Bd. 1, S. 331. 1908.
[4]) Passow: Passows Beitr. Bd. 11, S. 52. 1919.
[5]) Leider scheint eine bessere Bezeichnung als diese von mir (Passows Beitr. Bd. 11, S. 1. 1919) vorgeschlagene, aber nicht gerade befriedigende, bisher noch nicht gefunden zu sein. L. Schlesinger spricht von „Verdröhnung".
[6]) Albrecht, H.: Passows Beitr. Bd. 13, S. 202. 1919.
[7]) Hinsberg: Passows Beitr. Bd. 12, S. 68. 1919.
[8]) Löwenstein, O.: Experimentelle Hysterielehre. Bonn 1923.

der Perzeption und der Apperzeption, oder zwischen denen der Apperzeption und der akustischen Reaktion erfolgen könne.

Diejenigen, die Patienten mit solcher Vertäubung bald nach ihrer Entstehung gesehen haben, berichten, daß es sich dabei um eine Teilerscheinung eines allgemeinen stuporösen Zustandes, der „*Attonität*", handelte, die in der Regel mit diesem zusammen bald wieder verschwindet. Tut sie das nicht, so lassen sich dafür immer besondere psychische Gründe durch eine genaue Analyse nachweisen, wie das z. B. aus den Untersuchungen von Boström und besonders von Kehrer (vgl. S. 745) hervorgeht. Für die frischen Fälle von Vertäubung sind solche psychologischen Untersuchungen leider nicht veröffentlicht, so daß vorerst noch kaum festgestellt werden kann, wieweit krankhafte seelische Vorgänge schon eine Vorbedingung für das *Zustandekommen* einer nicht bloß momentanen Vertäubung sind. Für ihr *Fortbestehen* sind sie aber sicher notwendig. In Betracht kommen dabei einmal *innere Gegebenheiten*, psychopathische Zustände verschiedener Art, die meistens wohl schon vorher bestanden, aber oft erst durch das mit der Schallwirkung verbundene psychische Trauma deutlich, manchmal vielleicht auch erst durch die damit einhergegangenen oder ihm vorangegangenen körperlichen Schädigungen erzeugt wurden. Hierher gehören ferner „überwertige" Vorstellungen: Sorgen und Wünsche. Der Verletzte möchte solchen seelischen Erschütterungen nicht wieder ausgesetzt sein; oder die Sorge, daß sein Gehör zerstört und er nun für seinen Beruf oder den Verkehr unbrauchbar sei, läßt ihm das Gespenst seiner Krankheitsvorstellung als volle Wirklichkeit erscheinen; oder schließlich, er hofft für das Erlittene eine materielle Entschädigung zu erlangen. Auf der anderen Seite können ungünstige *äußere Einwirkungen* im Spiel sein, vor allem unzweckmäßiges Verhalten der Ärzte und der Umgebung: pessimistische Beurteilung der Prognose, übertriebene Mitleidsäußerung, Züchtung von Rentenwünschen.

Handelte es sich nun bei der frischen Vertäubung, soweit sie überhaupt von dem Betroffenen beachtet und nicht alsbald wegen ihres raschen Verschwindens wieder vergessen wird, in der Regel um scheinbar vollständige Taubheit für alle Gehörseindrücke, so gilt das für die „fixierte" Form nicht so regelmäßig: dabei finden sich alle Grade der Schwerhörigkeit, zuweilen auch nur subjektive Gehörsempfindungen.

Für die Darstellung dieser *Symptome* sind wir bisher im wesentlichen auf die subjektiven Angaben der Patienten angewiesen: irgendein *charakteristischer Typus* der Hörstörung läßt sich danach *nicht* feststellen. Stets zu fehlen scheinen allerdings bei den rein psychogenen Erkrankungen die für Störungen des schalleitenden Apparates charakteristischen Erscheinungen: relativ geringe Herabsetzung der Hördauer für Stimmgabeln bei Zuleitung des Tones durch den Knochen gegenüber der bei Zuleitung durch die Luft: relativ geringere Schädigung der Wahrnehmung höherer Töne. Bei einseitiger Hörstörung wird auch der Ton der auf den Scheitel aufgesetzten Stimmgabel nicht, wie bei Schalleitungshindernissen, im schlechten Ohr wahrgenommen, sondern entweder in beiden Ohren oder seltener im besseren. Da aber ein großer Teil der psychogenen Hörstörungen „Aufpfropfungen" (Kehrer) auf bereits vorher bestehende oder gleichzeitig entstandene organische Erkrankungen darstellt, so kommen doch öfter einzelne dieser Symptome bei ihnen zur Beobachtung. Im übrigen aber variieren die mitgeteilten Ergebnisse außerordentlich.

Gradenigo und Chavanne kommen auf Grund ihrer Erfahrungen an Hysterikern aus Friedenszeit zu etwas verschiedenen Ergebnissen. Gradenigo (2) findet die Hörstörung ziemlich gleichstark für alle Töne zwischen c und c^5: er glaubt, diesen Befund als charakteristisch für die seelische Natur der Störung

bezeichnen zu dürfen, weil bei den organischen Schädigungen des schalleitenden Apparates ja der untere, bei denen des schallempfindenden der obere Teil der Skala wesentlich schlechter gehört zu werden pflegt.

Chavanne fand oft den mittleren Teil der Skala, etwa zwischen c und c^3, stärker geschädigt; wenn einzelne Töne vollständig ausfielen, waren es in der Regel die höchsten oder tiefsten von den geprüften (C oder c^3). Bei traumatisch entstandenen Hörstörungen fand Brüggemann[1]), der allerdings seine Fälle als körperliche Folgen einer „Labyrintherschütterung" ansieht, an 6 Patienten, deren eines Ohr völlig taub war, auf dem anderen kleine Hörreste: einmal wurde nur das a^4, in 3 Fällen die 2—5 Oktaven oberhalb der kleinen Oktave, je einmal die Strecke $a^2—g^2$ und $E—c^2$ gehört. In Th. Albrechts[2]) Fällen leichterer Hörstörungen scheint meistens, auch wo keine Mittelohrverletzung nachweisbar war, die Herabsetzung bei den tiefen Tönen von C ab am stärksten und nach oben hin bis c^8 allmählich abnehmend gewesen zu sein. Die obere Tongrenze war selten erheblich, meist gar nicht herabgesetzt, die untere öfter in die Kontra- oder große Oktave hinaufgerückt (ähnlich auch Brüggemann). Bei einigen Patienten Albrechts (z. B. Fall 75, 77) fällt die relativ starke Herabsetzung der Hördauer für Stimmgabeltöne verschiedener Höhe gegenüber der wenig geschädigten Hörweite für Flüsterstimme auf, bei einem anderen (111) das Umgekehrte. Beide Erscheinungen beobachtete auch Brüggemann. Die Verschiedenartigkeit des Ausfalles von Prüfungen mit *verschiedenen Schallquellen* konstatiert auch Gradenigo (1) bei seinen hysterischen Patienten. Er findet regelmäßig die Hörweite für Flüsterstimme, wenn sie überhaupt herabgesetzt ist, relativ stärker geschädigt als die für eine laut tickende Uhr, und er hat wohl nicht unrecht mit der Annahme, daß das für eine seelische Ursache der Hörstörung spricht, weil zur Wahrnehmung und Wiedergabe vorgesprochener Wörter die Mitwirkung der seelischen Tätigkeit bedeutungsvoller ist als für die Wahrnehmung eines einfachen Schalles. Aber auch das Umgekehrte kommt vor [s. auch Rhese[3])].

Alles in allem läßt sich also nur wiederholen, daß ein irgendwie für seelische Schwerhörigkeit *charakteristischer Hörbefund nicht* existiert, es sei denn in Gestalt des häufigen Wechsels der Prüfungsergebnisse. Letzten Endes entscheidend ist der Erfolg einer rein seelischen, suggestiven Behandlung, aber ihr Mißerfolg beweist natürlich noch nicht, daß in der Tat eine rein organische Erkrankung vorliegt. Ist doch ein großer Teil der psychogenen Hörstörungen im Kriege, wie schon erwähnt, als „*Pfropfungsschwerhörigkeit*" aufzufassen, und die organische Erkrankung, auf die die psychogene aufgepfropft ist, verschwindet natürlich nicht durch Suggestivbehandlung. Chavanne hat auch bei den 50 Patienten mit Hysterie aus Friedenszeit, die er wahllos untersuchte, und denen von einer Ohrerkrankung meist gar nichts bekannt war, 36mal körperliche Veränderungen an den Ohren gefunden. Von den 14 mit normalem Befunde am Trommelfell usw. wiesen aber auch nur 4 ein normales Gehör auf; bei den übrigen war es herabgesetzt, meistens allerdings so wenig, daß das den Patienten selbst gar nicht zum Bewußtsein gekommen war. Er fand die Kombination von einseitiger Hörstörung mit *Hemianästhesie* oder *Hemihypästhesie* nur einmal, beiderseitige Hypästhesie mit beiderseitiger Schwerhörigkeit 2mal, Hemianästhesie mit beiderseitiger Schwerhörigkeit 7mal. Im letzteren Falle kann die Schwerhörigkeit ebensowohl auf der normal empfindenden wie auf der anästhetischen Seite stärker sein. Bei Hysterischen ohne Störungen der Haut- und Schleim-

[1]) Brüggemann: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 76, S. 215. 1918.
[2]) Albrecht, Th.: Zeitschr. f. Laryngol. usw. Bd. 8, S. 117. 1915.
[3]) Rhese: Kriegsverletzungen und Kriegserkrankungen vom Ohr usw., S. 120. Wiesbaden 1918.

hautsensibilität war ebenfalls fast regelmäßig eine Herabsetzung des Hörvermögens nachweisbar, meist beiderseitig, aber oft auf einer Seite stärker. Die Verlegung des Tones einer auf den Scheitel aufgesetzten Stimmgabel in das bessere Ohr fand er nur bei erheblichen Verschiedenheiten des Hörvermögens zwischen rechts und links. Im übrigen charakterisierte auch diese seelischen Hörstörungen der Friedenszeit nur der häufige Wechsel der Prüfungsergebnisse und der Symptome überhaupt, manchmal auch das Auftreten der Störung nach einem typischen hysterischen Anfall [z. B. Krakauer[1])]. Am merkwürdigsten in dieser Richtung ist vielleicht der Fall von Mendel[2]), wo die Taubheit (zusammen mit Stummheit) immer nur periodisch, von morgens 9 bis zum anderen Tage um 6 Uhr früh, auftrat.

Ganz beweisend für die psychogene Natur einer Hörstörung ist natürlich auch die Möglichkeit, sie *durch Suggestion zu erzeugen*. Gradenigo ([1] S. 57) gibt mehrere solche Beobachtungen, auch einseitiger Suggestion, wieder. Unsicherer ist der oft zitierte Fall, in dem Itard[3]) unabsichtlich eine Taubheit und andere Störungen suggerierte. Diese traten alle ein, verschwanden aber dann wieder, nur die Taubheit blieb bestehen. Nach dem Bericht möchte ich aber vermuten, daß es sich doch um eine organische Erkrankung gehandelt haben dürfte.

Schwer von organischen Erkrankungen zu unterscheiden sind die Fälle von *monosymptomatischer seelischer Taubheit*, wie sie nach den verschiedensten rein seelischen Schädigungen (Schreck, Aufregungen aller Art, geistige Überanstrengung) auftreten; weshalb hier gerade das Gehör betroffen ist, läßt sich aus den meisten Mitteilungen nicht ersehen. Manchmal handelte es sich aber um unbedeutende oder längst vergessene Ohrerkrankungen, also wieder um „Aufpfropfungen". Das gleiche gilt von manchen auffallend schweren Hörstörungen bei leichten Traumen, Infektionskrankheiten (z. B. Typhus), Intoxikationen, auch bei Eingeweidewürmern (Giraudy, Rondeau, s. bei Chavanne [3] S. 133). In allen diesen Fällen läßt sich die psychogene Natur nur aus der Schwere des Symptoms im Gegensatz zur Geringfügigkeit der Ursache und aus seinem meist überraschend plötzlichen Auftreten und Verschwinden[4]) entnehmen, oder daraus, daß schließlich sich noch andere charakteristische hysterische Symptome dazugesellen. Chavanne hat aus der Literatur 20 Fälle solcher beiderseitiger und 3 Fälle einseitiger Taubheit gesammelt.

Klarer ist die psychogene Natur in den Fällen, wo sich mit der Taubheit zusammen *Blindheit* oder *Stummheit* einstellt: in unerwarteter Häufigkeit haben wir solche Fälle im Kriege entstehen sehen. Da zwischen Gehör, Sprache und Gesichtssinn nur seelische Beziehungen bestehen, diese aber sehr eng sind, ist bei solchen Kombinationen kaum je ein Zweifel über ihre Natur möglich. Dabei treten die beiden oder die drei Symptome fast immer sehr plötzlich gleichzeitig auf, selten einmal die Taubheit früher, noch seltener die Stummheit. Auch das Verschwinden erfolgt meist gleichzeitig durch die verschiedensten, aber schließlich immer suggestiven Vorgänge, oft unter heftigen subjektiven Geräuschempfindungen. Wenn eines der Symptome früher verschwindet, so ist es fast immer die Stummheit, und ein reflektorischer Schrei ist es oft, der die Beseitigung

[1]) Krakauer: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 19, S. 335. 1889.
[2]) Mendel: Neurol. Zentralbl. Bd. 6, S. 409. 1887.
[3]) Itard: Die Krankheiten des Ohres. Deutsche Übersetzung. S. 390. Weimar 1822.
[4]) In einzelnen Fällen (z. B. Haug: Krankheiten des Ohres in ihren Beziehungen zu Allgemeinerkrankungen. S. 199. Wien u. Leipzig 1893; Politzer: Lehrb. d. Ohrenheilk., 3. Aufl., S. 572. Wien 1893) hat sich allerdings die Hörstörung ganz allmählich entwickelt, ihre psychogene Natur erwies sich aber dann durch ihr plötzliches Verschwinden.

des ganzen Symptomenkomplexes einleitet. Recht merkwürdig sind Fälle, wo Taubheit mit Blindheit (Terrien), oder mit Blindheit, Stummheit und Hemianästhesie (Macario) abwechselnd auftritt (vgl. Chavanne [3], S. 142 und 182).

Im Gegensatz zu diesen monosymptomatischen, meist vollständigen oder fast vollständigen Taubheiten stehen die im Frieden weit zahlreicher beobachteten leichteren Hörstörungen bei *ausgesprochener allgemeiner Hysterie*. Hier ist die Hörstörung meist erst bei besonderer Untersuchung aufgefallen (Chavanne); an ihrer psychogenen Natur ist kein Zweifel, wenn es gelang, sie durch suggestive Maßnahmen zu beseitigen. Gelingt das freilich nicht, dann ist die Unterscheidung von organischen Erkrankungen ohne Trommelfellveränderungen fast nur dann möglich, wenn die Prüfungsbefunde den bei hysterischen Störungen so regelmäßigen Wechsel in ihrer Art und Stärke zeigen. Doch ist auch dann die Trennung einer rein hysterischen von einer „Pfropfungsschwerhörigkeit" schwierig und in der Regel erst nach längerer Beobachtung möglich.

Dem Wesen nach unterscheiden sich ja die psychogenen Hörstörungen von den organischen dadurch, daß bei ihnen nur diejenigen Reaktionen auf Schalleindrücke fortgefallen sind, die eine Mitwirkung der Psyche erfordern. Manchmal ist diese „Sperrung gegen das Bewußtwerden" für verschiedenartige Schalleindrücke recht verschieden vollständig. E. Barth[1]) beobachtete eine kleine Patientin, die sonst auf keinen Schalleindruck merkbar reagierte, die aber, wenn sie sang, die Tonart aufnahm, die der Begleiter auf dem Klavier anschlug, auch leichten Änderungen des Tempo folgte, sich durch laut angeschlagene Akkorde aber nicht beeinflussen ließ. Eine Patientin von Göpfert[2]) folgte trotz angeblich vollständiger Taubheit jedem Wechsel in der Tonart der Begleitung, und eine Taubblinde Marinescos (Chavanne, S. 182) spielte sogar mit Leidenschaft Klavierstücke, die sie angeblich gar nicht hörte.

Es gibt aber eine Reihe von Reaktionen, gegen die sich selbst derjenige nicht sperren kann, der sie, experimenti causa, zu unterdrücken versucht. O. Löwenstein[3]) hat darüber neuerdings genaue Untersuchungen angestellt.

So ist durch den Willen ganz unbeeinflußbar der *„psychophysische Pupillenreflex"*. Die Pupille wechselt bei völliger Ruhe und gleichbleibender Belichtung dauernd in kurzen Intervallen mit langsamen Bewegungen ihre Weite; wirkt auf den Untersuchten aber ein kräftiger Schallreiz ein, so erfolgt nach wenigen Sekunden Latenzzeit ein Stillstand dieses „Hippus", dann eine stärkere Erweiterung, die einige Sekunden anhält, um dann wieder dem regelmäßigen Spiel in der Weite zu weichen. Näheres über die Variationen dieses Reflexes und über seine wahrscheinlichen Bahnen, wie auch über die vorhandene Literatur siehe bei Wodak und Fischer[4]). Nach ihnen tritt der Reflex auch bei sehr schwachen Schallreizen auf, ob aber auch schon bei den geringsten körperlich wirksamen, geht aus ihren Mitteilungen nicht hervor. Jedenfalls ist er durch so viele andere Momente beeinflußbar, daß er praktisch nur mit Vorsicht zu verwenden sein dürfte. Erhielten ihn Wodak und Fischer doch auch bei einem sicher organisch ganz tauben Patienten durch taktile Wahrnehmungen geringster Stärke, die bei den Schallreizen auftraten!

Durch den Willen ganz unbeeinflußbar ist wohl auch der von O. Muck[5]) beschriebene *Stimmbandreflex* bei Einwirkung eines plötzlichen starken Geräusches:

---

[1]) Barth, E.: Dtsch. med. Wochenschr. 1900, Nr. 22.
[2]) Göpfert: Dtsch. med. Wochenschr. 1918, Nr. 46, S. 1277.
[3]) Löwenstein, O.: Experimentelle Hysterielehre. Bonn 1923.
[4]) Wodak u. Fischer: Passows Beitr. Bd. 19, S. 15. 1922.
[5]) Muck, O.: Kriegsneurosen der Stimme, der Sprache und des Gehörs. S. 22. Wiesbaden 1918 u. Med. Klinik 1917, Nr. 35.

eine kurzdauernde Adductionsbewegung der Stimmbänder, der rasch eine tiefere Einatmung folgt. Er tritt allerdings nur bei einigen, besonders bei leicht erregbaren Menschen auf, wurde aber von Muck gerade bei seelischer Taubheit regelmäßig beobachtet.

Die leichte Beeinflussung der *Atmung* durch seelische Reize, besonders auch akustische, benutzte Ponzo[1]) zur Feststellung der psychogenen Natur von Hörstörungen. Er registriert die Thorax- und Zwerchfellatmung mit dem Pneumographen und fordert dabei den Untersuchten auf, die vorgesprochenen Wörter nachzusprechen, wenn er sie höre. Wird dann das Wort „körperlich gehört", aber nicht nachgesprochen, so verrät sich das durch Änderungen der Kurven.

Diese Beeinflussung der Atmung (und des Pulses) spielt wohl auch mit bei den *„unwillkürlichen Ausdrucksbewegungen"* am Kopf und an den Extremitäten. Die letzteren, und zwar die am Vorderarm, hat wohl zuerst Sommer[2]) benutzt, um objektiv das Gehör bei psychogenen Störungen zu prüfen. W. Albrecht[3]) beobachtete auf Anregung von R. Gaupp nicht die Bewegungen selbst, sondern die bei Durchleitung eines schwachen konstanten Stromes durch die Arme der Versuchsperson nach Schall- (und auch anderen seelischen) Einwirkungen auftretenden Stromschwankungen. Er führt diese mit Veraguth auf *„endosomatische Aktionsströme"* zurück, die auch dann entstehen, wenn eine sichtbare Bewegung dadurch nicht ausgelöst wird.

Daß aber solche Bewegungen tatsächlich doch durch diese Reize erfolgen, hat dann O. Löwenstein[4]) durch seine *graphische Registrierung* der Ausdrucksbewegungen am Kopf und an den Extremitäten, zusammen mit den Atmungskurven, festgestellt. Er sah sie schon auf ganz wenig überschwellige Reizwörter hin auftreten, konnte nachweisen, daß sie sich willkürlich nicht unterdrücken lassen, und daß sie in wesentlich anderer Weise erfolgen, wenn mit Wörtern geprüft wird, die beim Untersuchten einen „seelischen Komplex" auslösen als bei solchen mit gleichgültigen Wörtern, wie Zahlen u. dgl. So konnte er auch bei psychogen Schwerhörigen die Schwelle nachweisen, oberhalb deren Schalleindrücke nicht nur körperlich wahrgenommen, sondern auch seelisch verarbeitet, apperzipiert wurden. Fehlten bei solchen Patienten organische Erkrankungen, so erwies sich diese Schwelle ebenso wie die für die Tonwahrnehmung überhaupt, als normal. Grahe[5]) bestätigt die Brauchbarkeit dieser Methode.

Ob es möglich sein wird, mit diesen letzteren recht komplizierten Methoden auch genauere Hörprüfungen anzustellen, wie wir sie bei organischen Hörstörungen kennen, läßt sich noch nicht recht entscheiden: jedenfalls liegen solche Untersuchungsreihen noch nicht vor, und wir bleiben einstweilen auf die Ergebnisse der alten Methoden angewiesen, die sich auf die subjektiven und bei solchen Persönlichkeiten natürlich wenig zuverlässigen Angaben der Patienten stützen müssen. Was von deren Ergebnissen veröffentlicht ist, wurde ja oben berichtet.

Die Schwerhörigkeit ist nun wohl die weitaus häufigste, jedoch nicht die einzige Form psychogener Hörstörungen. *„Subjektive Geräusche"* spielen dabei eine größere Rolle, als z. B. Chavanne ihnen zuschreiben möchte. So findet Th. Albrecht[6]) sie in 46% seiner Schallgeschädigten, und bei vielen von diesen waren sie das einzige oder das wesentlichste Symptom der Schädigung. Allerdings waren ja in der Hälfte seiner Fälle Trommelfellverletzungen vorhanden,

[1]) Ponzo: Zentralbl. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 1, S. 198. 1922.
[2]) Sommer: Schmidts Jahrb. Bd. 325, H. 2. 1917.
[3]) Albrecht, W.: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 101, S. 1. 1918.
[4]) Löwenstein, O.: Experimentelle Hysterielehre. Bonn 1923.
[5]) Grahe: Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. usw. Bd. 24, S. 104. 1925.
[6]) Albrecht, Th.: Zeitschr. f. Laryngol. usw. Bd. 8, S. 117. 1915.

aber auch bei diesen glaube ich mich, wie überhaupt in der Mehrzahl der Fälle, zu der Annahme berechtigt, daß die Wahrnehmung dieser sog. subjektiven Geräusche tatsächlich nur eine seelische Ursache hat. Das widerspricht freilich den im allgemeinen geltenden Anschauungen, wie sie so vortrefflich von Hegener[1]) zusammengefaßt sind. Aber in dem gleichzeitig erstatteten Referat von K. L. Schäfer[2]) findet man, daß eigentlich alle erdenklichen Geräusche innerhalb des Kopfes durch den Kreislauf, die Atmung, die Muskelkontraktionen (Wollaston) erzeugt werden, daß sie also wahrgenommen werden müßten, wenn diese Wahrnehmung nicht durch Gewöhnung unterdrückt würde. Wenn man nicht durch die herrschende Meinung voreingenommen ist, kann man die „subjektiven Geräusche" jeder Art also eigentlich nicht anders denn als „entotische", besser „periotische" oder „endocephale" auffassen, deren Wahrnehmung ermöglicht wird durch seelische Zuwendung der Aufmerksamkeit zu ihnen und durch Absperrung gegenüber den äußeren Geräuschen (falls diese nicht sowieso durch absolute Stille der Umgebung oder durch organische Ohrerkrankungen ausgeschaltet werden). Es würde zu weit führen, auf diese Frage näher einzugehen, und ich verweise deshalb auf die beiden erwähnten Referate und einen eigenen Aufsatz[3]) an anderer Stelle. Wenn meine Auffassung richtig ist, wäre es jedenfalls gerechtfertigt, alle vom Patienten subjektiv als störend empfundenen, aber nicht objektiv durch eine zweite Person wahrnehmbaren Geräuschempfindungen, wie sie bei Gesunden und Kranken so häufig vorkommen, als psychogene Hörstörungen anzusprechen. Daß sie bei den verschiedenen Formen der Hysterie häufig vorkommen, kann danach nicht wundernehmen, aber andererseits auch nicht ihr Fehlen in anderen Fällen, da sich der Hysterische natürlich geradeso gut gegen die Wahrnehmung dieser Geräusche absperren, wie er andererseits die normale Absperrung gewissermaßen unterdrücken kann.

Begreiflich ist, daß Berufsmusiker, deren Gehör Schaden gelitten hat, solche Geräusche besonders stark und quälend empfinden, wie das u. a. von Robert Franz und Schumann berichtet wird. Smetana hat diese Eindrücke auch in einer seiner Kompositionen[4]) musikalisch verarbeitet (vgl. F. Proskauer[5])].

Deutlich als psychogen charakterisiert sich wohl das ganz tiefe brummende Geräusch, das in einem Falle von V. Urbantschitsch ([6] S. 85) zunächst auftrat, wenn bei seinem Hysterischen durch den Transfert das Gehör auf dem bis dahin tauben Ohre wieder erweckt wurde.

Eine andere psychogene Hörstörung stellt die krankhafte Überempfindlichkeit für Geräusche überhaupt oder nur für bestimmte Geräusche dar: *Hyperacusis dolorosa*. Leichtere Grade davon wird wohl fast jeder Gesunde in Zeiten seelischer Abspannung, Überarbeitung u. dgl. bemerken, aber es gibt auch zweifellos krankhafte Steigerungen wie z. B. in einem Falle von J. Christ[6]): Eine Geigerin empfindet bei Geigen- und Gesangstönen von a^2 aufwärts Schmerzen in den Zähnen des Unterkiefers, seltener des Oberkiefers. Durch organische Beziehungen zwischen Ohr und Zähnen ließe sich das ebenso schwer erklären wie die Eitelbergsche[7]) Beobachtung, daß nach Einführung eines mit Äther getränkten

[1]) Hegener: Verhandl. d. dtsch. otol. Ges. Basel 1909, S. 59.
[2]) Schäfer, K. L.: Verhandl. d. dtsch. otol. Ges. Basel 1909, S. 30.
[3]) Kümmel, W.: XVII. Internat. med. Kongr. London 1913; Sect. XV, p. II, S. 525.
[4]) Smetana: Im Streichquartett „Aus meinem Leben".
[5]) Proskauer, F.: Musikalische Trugwahrnehmungen. Inaug.-Dissert. Freiburg i. Br. 1907.
[6]) Christ, J.: Zeitschr. f. Laryngol. usw. Bd. 12, S. 57. 1920. — Ähnliche Beobachtungen erwähnt V. Urbantschitsch (Übersichtslit. 6, S. 485).
[7]) Eitelberg: Wien. med. Wochenschr. 1881, Nr. 3.

Wattebausches in einen hohlen Zahn fast vollständige Taubheit auf dem Ohr der gleichen Seite auftrat, zusammen mit einer wohl sicher als hysterisch zu deutenden Hypästhesie des Gehörganges. Ob Gottsteins Vermutung begründet ist, daß eine krampfartige Kontraktion des M. stapedius beim Lauschen ein schmerzartiges Spannungsgefühl hervorrufen kann, aus dem sich solche Empfindungen vielleicht erklären ließen, läßt sich wohl kaum sicherstellen: die Eitelbergsche Beobachtung ist dadurch jedenfalls nicht erklärbar.

Diese Hyperacusis dolorosa kommt zwar gelegentlich auch nach den Schallschädigungen im Kriege vor [Boström[1]), Iribarne[2])], ist aber häufiger bei den Friedenshysterien beobachtet. In Haugs[3]) Fall war sie z. B. das Anfangssymptom, dem erst später die Taubheit folgte. In v. Steins[4]) Fall mit hysterischer Anästhesie der Ohrmuscheln bestand sie nur, wenn eine Stimmgabel auf nichtanästhetische Haut aufgesetzt wurde, während deren Aufsetzen auf anästhetische Bezirke überhaupt keine Gehörs- oder Tastempfindung auslöste.

Eine andere Art von Mißempfindungen, die wohl manchmal psychogen entstehen mag, sind die verschiedenen Formen des Falschhörens, der *Paracusis*. Hierher gehören die Beobachtungen von Moos[5]), vorübergehendes Falschhören musikalischer Töne nach einem epileptischen Insult, in einem anderen Falle nach einer Chloroformnarkose. Die psychogene Natur ergibt sich in diesen Fällen aus dem raschen Verschwinden der Symptome.

Psychogen sind wohl sicher auch die Änderungen der subjektiv empfundenen Tonhöhe durch *Anblick bestimmter Farben*, die V. Urbantschitsch[6]) bei mehreren Berufsmusikern sah: in einem Falle erschienen z. B. beim Anblick von Violett hohe Töne subjektiv tiefer, bei anderen Farben dagegen höher; tiefe Töne wurden umgekehrt beim Anblick von Violett höher empfunden. Nahe verwandt hiermit ist die Erscheinung der *Diplacusis*, das subjektive Erklingen harmonischer oder unharmonischer Töne neben den real erzeugten. Bei dieser Erscheinung ist aber die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß an ihr ein relativ besseres Hören der Obertöne infolge organischer Störungen im Schalleitungs- oder Schallempfindungsapparat die Schuld trägt, wie dies besonders E. Barth[7]) betont. Unsicher sind auch Fälle, wie der von Urbantschitsch[8]) erwähnte, wo mit Anfällen vom Menièreschen Typus zusammen jedesmal die Töne c^1 -c^1 unrein und etwas zu hoch empfunden wurden: das rasche Verschwinden der Störung auf Chinindarreichung macht die psychogene Entstehung dieses Symptomes aber doch sehr wahrscheinlich.

Eine besondere Erwähnung verdienen hier noch die *Gehörshalluzinationen*. Schon Köppe[9]) und Schwartze fanden sie bei allen Geisteskranken, die Ohrerkrankungen aufwiesen. Sie wurden empfunden als Wörter, Geschrei, Drohungen, einzelne musikalische Töne oder Melodien. Ewer[10]) berichtet über zwei solche Fälle, in denen er auch die Halluzinationen auf organische Ohrerkrankungen zurückführen möchte, und Amberg[11]) über 2 Patientinnen, die durch ihre sub-

[1]) Boström: Zeitschr. f. d. ges. Psychiatrie u. Neurol. Bd. 40, S. 307. 1918.
[2]) Iribarne: Rev. de psychol. appl. Bd. 31, S. 64. 1922.
[3]) Haug: Krankheiten des Ohres in ihren Beziehungen zu Allgemeinerkrankungen, S. 199. Wien u. Leipzig 1893.
[4]) v. Stein: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 28, S. 201. 1889.
[5]) Moos: Klinik der Ohrenkrankheiten, S. 321. Wien 1866.
[6]) Urbantschitsch, V.: s. Übersichtslit. 6, S. 81.
[7]) Barth, E.: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 57, S. 52. 1903.
[8]) Urbantschitsch, V.: s. Übersichtslit. 6, S. 80.
[9]) Köppe: Zeitschr. f. Psychiatrie Bd. 24. 1867.
[10]) Ewer: Gehörstäuschungen bei Geisteskranken. Inaug.-Dissert. Berlin 1879.
[11]) Amberg: Journ. of nerv. a. ment. dis. 1906, Sept. — Ähnliches auch bei Urbantschitsch, V.: s. Übersichtslit. 6, S. 89.

jektiven Geräusche zu Selbstmordversuchen und zu Todeswünschen getrieben wurden. Andererseits bedeuten für manche Patienten, wie gerade AMBERG auch erzählt, diese Geräusche eine richtige Lustempfindung.

Erwähnung verdient hier auch die Erscheinung des „Doppeltdenkens" (KRAEPELIN), meist als „*Gedankenlautwerden*" bezeichnet. Bei den Patienten löst der aufkeimende Gedanke sofort die deutliche akustische Empfindung des zugehörigen Wortes aus. Wie weit das eine krankhafte Erscheinung ist, läßt sich freilich schwer sagen, ohne Zweifel aber ist sie durch seelische Einflüsse hervorgerufen.

Fraglich ist, ob man das sog. *Farbenhören* zu den psychogenen Störungen stellen darf. Gelegentlich ist es bei Hysterischen beobachtet (LE DANTEC [s. bei CHAVANNE S. 121]), im allgemeinen aber nach LOMERS[1]) Auffassung keine eigentliche Krankheitserscheinung, obwohl die Leute mit solchen Empfindungen eine gewisse Tendenz zu nervösen Abnormitäten nicht verkennen lassen. Es mag hier nebenbei erwähnt sein, daß er die Erscheinung ausgesprochen erblich in den von ihm beobachteten Familien auftreten sah. Interessant ist ALBERTONIS[2]) Beobachtung, wonach Farbenblinde auch bei der Unterscheidung gewisser Töne versagen. Man hat sogar den schlecht wahrgenommenen Tonbereich bei solchen Individuen in den Teil der Tonskala verlegen wollen, der der Stelle der schlecht wahrgenommenen Farbe im Spektrum entspricht: ALBERTONI redet geradezu von „Gehörsdaltonismus". Neuere Untersuchungen über diese Beziehungen sind mir nicht bekannt.

Ein Unikum scheint ein von KEHRER und HINSBERG ([4] S. 111) beobachteter Patient mit funktioneller Aufpfropfung auf eine organische Erkrankung des inneren Ohres darzustellen: bei ihm traten lästige „subjektive Geräusche" auf, wenn *Gerüche*, namentlich aromatische, auf ihn einwirkten.

Schließlich könnte man noch als psychogene Hörstörungen gewisse Formen von „*Paracusis Willisii*", von Besserhören im Lärm, auffassen. ARTEAGA (siehe CHAVANNE [3], S. 121) berichtet einen solchen Fall bei einer Hysterischen mit plötzlich aufgetretener Hörstörung: da diese aber nicht zur Heilung gebracht wurde, ist ihre hysterische Natur doch vielleicht nicht ganz zweifellos.

---

[1]) LOMER: Arch. f. Psychiatrie Bd. 40, S. 592. 1905.
[2]) ALBERTONI: Zentralbl. f. Physiol. 1889, Nr. 15.

Vergleichende Physiologie des Gehörs.

Von

A. Kreidl

Wien.

Zusammenfassende Darstellungen.

Beer, Th.: Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse über das Hören der Tiere. Wien. klin. Wochenschr. 1896, S. 866. — Pütter: Vergleichende Physiologie. S. 601—607. Jena: G. Fischer 1911. — Mangold: Gehörssinn und statischer Sinn. Handbuch der vergleichenden Physiol. Bd. IV, S. 841—976. Jena: G. Fischer 1912. — Kafka, G.: Einführung in die Tierpsychologie. I. Bd.: Die Sinne der Wirbellosen. S. 175—200. Leipzig: Ambrosius Barth 1913. — Buddenbrock, W. v.: Grundriß der vergleichenden Physiologie. I. Teil: Sinnesorgane. S. 129—141. 1924.

Einleitung.

Im Leben des Menschen ist als adäquater akustischer Reiz jener Schall von besonderer Bedeutung, der von den Menschen selbst produziert wird. Mit Hilfe von der Willkür unterworfenen Stimm- und Sprachorganen bauen sich die Menschen ihre akustische Umwelt auf, durch welche sie untereinander in Beziehung zu treten bzw. eine Verständigung anzubahnen vermögen. Außerdem hat der Mensch es gelernt, Instrumente, angefangen von solchen primitivster Art, bis zu den kompliziertesten herzustellen, durch die er seine eigene Ton- und Geräuschproduktion in der mannigfaltigsten Art zu ergänzen, zu variieren oder durch eine besondere Tonwelt zu ersetzen vermag. Der Gehörapparat des Menschen ist nun befähigt, alle Elemente dieser eigenartigen akustischen Umwelt als Reize aufzunehmen und sie mit Hilfe eines eigenen zentralen Mechanismus zu verarbeiten. Außer diesen Schallquellen gibt es nun in seiner eigenen Umwelt noch eine Reihe von solchen, teils von Tieren stammend teils als Begleiterscheinungen von Kultur und Zivilisation. Das menschliche Ohr bzw. die receptorischen Sinnesflächen in Verbindung mit den Endstätten im Zentralorgan vermögen nicht nur bei all diesen Schallquellen die Unterscheidung zwischen Geräuschen und Klängen vorzunehmen, sondern auch bei beiden Schallarten Höhe, Stärke und Farbe zu erkennen und als typischer Fernsinn die größere oder geringere Nähe und Richtung des Schalles anzugeben. Durch das Ohr werden zentrale Mechanismen im Sinne einer Regulation für die Sprache beeinflußt und durch die psychische Verwertung der akustischen Reize das Verständnis der Sprache und der damit verbundenen höchsten geistigen Leistungen bedingt. Nimmt man noch dazu, daß durch die akustischen Reize in das Affektleben eingegriffen wird und daß mit ihnen die einfachen Lust- und Unlustempfindungen ebenso wie die verwickelten Seelenvorgänge bei der Musik und dem Gesang verknüpft sind, so wird man mit Recht das Gehörorgan des Menschen in bezug auf die Mannigfaltigkeit der Leistungen an die Spitze der Tierreihe stellen dürfen, wenn

auch zuzugeben ist, daß dies nicht so sehr durch den Bau im peripheren Sinnesorgan, als vielmehr in der Ausbildung der zentralen Endstätten, im Nervensystem, bedingt sein mag.

Abgesehen nun davon, daß das Ohr eine solche Vielseitigkeit der Gehörswahrnehmung beim Menschen vermittelt, hat es wohl auch noch die Aufgabe, Reflexe auszulösen, die man im allgemeinen als Schutzreflexe bezeichnen kann, in dem Sinne, daß die akustischen Reize einerseits reflektorische Kontraktionen der Binnenmuskeln auslösen, andererseits zu komplizierten Handlungen (Verschluß der Ohren durch die Hände bei zu starken Reizen, Schreck- und Fluchtreaktionen, plötzliches Stillehalten während der Bewegung) Veranlassung geben können. In diesen Fällen wirken die akustischen Reize dadurch, daß sie die Aufmerksamkeit auf die Schallquelle lenken und so deren Bedeutung anzubahnen vermögen.

Bezüglich des Hörens der *Tiere* im allgemeinen ist zunächst zu bemerken, daß bei ihnen, wenn man von den domestizierten Tieren absieht, die in den Hörraum des Menschen miteinbezogen sind, der Zusammenhang zwischen den eigenen Schallproduktionen und dem Hörakt, wie dies beim Menschen in so ausgesprochener Weise der Fall ist, nicht oder nur in geringem Maße besteht. Die Beziehungen der Artgenossen zueinander im weitesten Sinne des Wortes erfolgen bei stimmbegabten Tieren nicht oder fast nicht durch den Gehörsinn oder nur zu ganz bestimmten Perioden des Geschlechtslebens (im Kampfe um das Weibchen) und eventuell im Kampfe um die Beute, mit Ausnahme der Affen, bei denen eine Art Sprache angenommen wird. Wo also Stimmorgane vorhanden sind, treten sie mehr in den Dienst des Trieblebens und sind Begleiterscheinungen des Affektes[1]). Auch die Umwelt der Tiere unterscheidet sich in bezug auf das Vorkommen von Schallquellen in derselben wesentlich von jener des Menschen. Ein großer Teil der Tiere lebt in einem Medium (Wasser), in welchem Schall gar nicht oder nur gelegentlich gebildet wird[2]) und in welches auch der in Luft erzeugte sehr abgeschwächt und nur bis zu einer gewissen Tiefe dringt. Die in diesem Medium (Meer, Seen und Flüsse) lebenden Tierarten haben auch zumeist gar keine schallproduzierenden Organe[3]). Auch bei den landbewohnenden Tieren ist die Umwelt, abgesehen von gelegentlichen Geräuschen, die Wind und Wetter erzeugen und die auch biologisch meist ohne Bedeutung sein dürften, relativ arm an Schall, und bei einer großen Anzahl fällt die Aktivität in die Stille der Nacht. Es mag gerade diese Stille oder eine relative Geräuschlosigkeit eine hemmende Wirkung auf die Lautäußerungen ausüben, sicher ist, daß dadurch die Erregbarkeit für akustische Reize gesteigert ist. Wenn es demnach für den Menschen und für die ihm in bezug auf den Bau des Gehörorganes und die Organisation der zugehörigen Nervenzentren sehr nahestehenden Tierarten zutreffen dürfte, daß Schallwahrnehmung und Schallerzeugung biologisch zusammenhängen, so ist es noch fraglich, ob das auch entwicklungsgeschichtlich der Fall ist und ob nicht vielmehr der mechanische Sinn für Erschütterung (des Wassers) als Vorläufer des Gehörsinnes durch Ausbildung von Organen später die Befähigung erlangt hat, auf Stöße rascherer Aufeinanderfolge, sei es in Luft oder

[1]) Es ist Jägern bekannt, daß die Rehe, die in der Regel keine Laute von sich geben, auf überraschende optische oder akustische Reize flüchten und dann erst, selbst wenn sie bereits Schutz gefunden haben, sog. Schrecklaute von sich geben.

[2]) Die von „den Schiffsschrauben erzeugten Töne sowie die durch die Schwanzflossen der großen Fische oder gar der Delphine und Wale produzierten", wie Pütter meint, kann man wohl kaum als Schallquellen ernstlich in Betracht ziehen, und sind dieselben sicher biologisch ohne Bedeutung.

[3]) Es gibt im ganzen 80 Arten von Fischen, welche Laute produzieren können, davon einige nur während des Fluges in der Luft, andere an der Oberfläche des Wassers.

Wasser, zu reagieren. Aus einem nur der unmittelbaren Berührung dienenden Sinn, dessen Aufgabe es war, zunächst reflektorisch Abwehrreflexe auszulösen, hat sich ein solcher entwickelt, der auch schon auf größere Entfernung drohende Gefahren zu signalisieren befugt war. Es ist daher ebensowenig angängig, die durch Schallschwingungen hervorgerufenen Reaktionen bei einer Tierklasse auf das Vorhandensein eines Gehörsinns zu beziehen, weil einige Arten Schall produzieren (Fische), wie aus dem Fehlen von Lautäußerungen von vornherein ein Gehörvermögen negieren zu wollen (Reptilien). Bei der Beantwortung solcher Fragen sind beim Vorhandensein von Reaktionen gleichzeitig genaue anatomische Untersuchungen der betreffenden Aufnahmeapparate bzw. der zugehörigen Zentren vorzunehmen, beim Fehlen solcher einwandfrei festzustellen, daß durch die Versuchsbedingungen keinerlei das Gesamtgehaben des Tieres beeinflussende Störungen gesetzt worden sind. Wenn auch im allgemeinen zuzugeben ist, daß der positive Nachweis von Reaktionen irgendwelcher Art im Gefolge von Schalleinwirkungen mehr Berechtigung gibt, auf das Vorhandensein eines Gehörs zu schließen, so ist andererseits das Ausbleiben auch nicht ohne weiteres auf den Mangel eines solchen zu beziehen, da einerseits jede Reaktion abhängig ist von dem jeweiligen Erregungszustand (bzw. von inneren Hemmungen), andererseits der angewendete Reiz nicht für jede Tierart die gleiche biologische Bedeutung zu haben braucht. Wenn nun bei einem Tier durch einen Schallreiz sich objektiv eine Reaktion nachweisen läßt, so ist aber damit keineswegs die Annahme berechtigt, diese einer beim Menschen durch einen akustischen Reiz hervorgerufenen Gehörsempfindung gleichzustellen. Die Reaktion kann eben auch dadurch hervorgerufen worden sein, daß der Reiz von anderen receptorischen Sinneszellen aufgenommen wurde. Von einem *Hören* kann schließlich nur beim Menschen gesprochen werden, der darüber direkt Auskunft zu geben vermag und eventuell noch bei hochentwickelten Säugern, welche nicht nur durch Worte und Töne dressierbar sind, sondern auch Zeichen einer Art Gehörempfindung aufweisen. Bei allen übrigen Tierarten, ob sie nun Gehörorgane besitzen, die denen des Menschen im Bau ähnlich sind (Wirbeltiere) oder nicht (Wirbellose), ist es besser, nur von Reaktionen im allgemeinen zu sprechen, da sich die diese Reaktionen begleitenden inneren Vorgänge einer Beurteilung entziehen. Im allgemeinen dürfte daher in der Tierreihe absteigend der „Gehörsinn" sich in seiner biologischen Bedeutung immer mehr und mehr dem Tast- oder Berührungssinn nähern, hauptsächlich zum Schutze des Individuums, und damit jene Bedeutung haben, die dem Gehörsinn bei Säugetieren ohne Großhirn zukommen.

Stand der Frage 1912.

Will man nun in gedrängter Form, wie dies im nachfolgenden beabsichtigt ist, eine Übersicht über den derzeitigen Stand des Wissens, das Hörvermögen der Tiere betreffend, geben, ohne gleichzeitig auf alte oder veraltete Anschauungen zurückgreifen zu müssen, so erweist es sich wohl am zweckmäßigsten, zunächst jenes Bild zu reproduzieren, das Mangold[1]) diesbezüglich vor einem Jahrzehnt in seiner zusammenfassenden Darstellung unter sorgfältiger Berücksichtigung der Literatur und unter objektiver Kritik entworfen hat. Von dieser Grundlage ausgehend, läßt sich dann unter Berücksichtigung der bis auf die jüngste Zeit erschienenen neueren Arbeiten zeigen, welche neuen Probleme inzwischen aufgetaucht sind, welche neuen Wege eingeschlagen wurden, um alte Streitfragen zu schlichten, und welche Fortschritte in der Erkenntnis durch Heranziehung neuer Methoden gewonnen wurden.

[1]) Mangold: Zitiert auf S. 754.

Faßt man nun das Ergebnis der zahlreichen Einzeluntersuchungen zusammen, auf die sich MANGOLD bezieht, so läßt sich zunächst ganz allgemein über die beiden großen Tierklassen folgendes sagen:

Für die *Wirbellosen* sind *spezifische* Sinnesorgane mit Sicherheit nicht nachzuweisen, der akustische Reiz ist nicht spezifischer Sinnesreiz. Reaktionen auf Schallreiz treten bei Tieren mit und ohne „Gehörorgan" auf, andererseits fehlen solche vielfach. Die physiologisch nachweisbaren Schallreaktionen lassen sich nicht als positive Ergebnisse deuten, da es unmöglich ist, die akustischen Reize von den mechanischen zu trennen.

Von den *Wirbeltieren* sind bei den *Fischen* Reaktionen auf Schall nachweisbar; das Labyrinth ist jedoch nicht als Gehörorgan zu betrachten, weil den unter physiologischen Bedingungen auftretenden, charakteristischen Schallreaktionen eine biologische Bedeutung nicht zuzusprechen ist. Bei den *Amphibien* ist das innere Ohr bereits zur Aufnahme für Schallreize befähigt und die biologische Bedeutung der Reaktionsfähigkeit auf Schallreize auch als erwiesen anzusehen. Die große Gruppe der *Reptilien* läßt Schallreaktionen sehr häufig vermissen und wird auf den Mangel an exakten diesbezüglichen Prüfungen hingewiesen. Das Hörvermögen der *Vögel* und *Säugetiere* nähert sich im allgemeinen schon demjenigen des Menschen. Verschiedenheiten bestehen in bezug auf die Funktion der einzelnen Teile des Mittelohrs, des Tonunterscheidungsvermögens und des Tonumfanges.

Was nun den Gehörsinn der *Wirbellosen* bzw. das Auftreten von Reaktionen auf Schallreize im einzelnen betrifft, so stößt man auf solche zum erstenmal bei den Ctenophoren (reflektorisches Zusammenschlagen der Lappen bei Euchariden). Bei den Würmern sind bei Spirographis (Gruppe der Sabelliden) [WINTERSTEIN[1])], bei Serpuliden [MARAGE[2]) und ZELENY[3])] Reaktionen auf Schallreize nachweisbar, ebenso wie bei Tubifex (Oligochäten) [KÖRNER[4])]. All diese Tiere ziehen sich, wenn man mit Membranpfeifen unter Wasser Töne produziert, zurück, dagegen nicht auf schallose Wellen (geringer Frequenz). Bei den Tunicaten und Echinodermen sind Reaktionen auf Schall nicht nachweisbar, wohl aber sind die letzteren gegen alle Erschütterungen des Seewassers oder des Sandes sehr empfänglich. Bei den Gastropoden wurde ein Beweis für ein Hörvermögen nicht erbracht. BEER[5]) sowie ILYIN[6]) und TSCHACHOTIN[7]) haben vielmehr gezeigt, daß Pterotrachea auf akustische Reize niemals jene Reaktion aufweist, die auf optische und taktile lebhaft erfolgt. Auch bei den Cephalopoden erweisen sich alle Geräusche oder Töne, fern oder nah vom Bassin, in der Luft erzeugt, in bezug auf eine Reaktion wirkungslos, wogegen sie auf alle Erschütterungen des Wassers sehr deutlich reagieren (BAGLIONI). Während bei den *Crustaceen* BETHE bei Mysis und Astacus eine Hörempfindlichkeit annimmt, sieht sich BEER[8]) unter Kritik der HENSENschen Arbeit[9]) berechtigt, die Schallreaktionen der Krebse als Tangoreflexe anzusehen, die durch mechanische Erschütterung bedingt sind. Bezüglich des Hörvermögens der Insekten und Spinnen werden die bekannten

[1]) WINTERSTEIN: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 22, S. 759. 1909.
[2]) MARAGE: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 141, S. 780. 1905 u. Bd. 143, S. 852. 1906.
[3]) ZELENY: Biol. bull. of the marine biol. laborat. Bd. 8, S. 312. 1905.
[4]) KÖRNER: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 23, S. 554. 1909.
[5]) BEER: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 73, S. 1. 1898 u. Bd. 74, S. 264. 1899.
[6]) ILYIN: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 13, S. 691. 1900.
[7]) TSCHACHOTIN: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 90, S. 343. 1908.
[8]) BEER: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 12, S. 415. 1898.
[9]) HENSEN: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 13, S. 319 u. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 74, S. 22. 1899.

Untersuchungen von Graber, die sich auf Blatta germanica, Coccinella, Carabus, Chrysopa, Musca domestica, Corixa, Asellus aquat., Laciophillus, Lacobius, Dytiscus marginalis, Nepra cineria beziehen, einer Kritik unterworfen und als nicht einwandsfrei bezeichnet. Die Literatur enthält nicht viel, wodurch die Reaktionsfähigkeit physiologisch erwiesen wurde. Bezüglich der Orthopteren wird hervorgehoben, daß die Stabheuschrecke auf die mannigfaltigsten Schallreize keine Reaktion erkennen läßt, wohl aber auf sanftes Anblasen. Obwohl die Beobachtungen von Regen[1]) an Männchen von Thamnotrizon apterus den Schluß gestatten, dem tympanalen Sinnesorgan einen Einfluß auf die eigene Stridulation zuzuschreiben (Ausfall des Alternierens während der einzelnen Perioden bei zwei oder mehreren Tieren nach Ausschaltung der tympanalen Organe durch Amputation der Vorderbeine), indem jenes Organ die Tiere befähigt, bei der Stridulation die Alternation der Zirptöne zu gewinnen und einzuhalten, hält Mangold nach eingehender Kritik es für wahrscheinlicher, daß die Reizaufnahme des Stridulationsgeräusches in rein mechanischer Weise erfolgt, ähnlich wie bei Spinnen und Ameisen, ohne daß das (für den Menschen) akustische Phänomen dabei eine Rolle spielt. Auch scheint ihm der Einwand durch die Versuche Regens nicht entkräftet, daß die Entfernung der Tympanalorgane gar nicht die Reizaufnahme, sondern die Regulierung des Stridulationsgeräusches unmöglich macht und daß diese Organe mit der Aufnahme der Schallreize überhaupt nichts zu tun haben. Auch für die Coleopteren wird, obwohl den von Nagel[2]) bei Dytiscus erzielten Reaktionen die Berechtigung zugesprochen wird, bei Wirbellosen positive Reaktionen auf akustische Reize anzunehmen, eine biologische Bedeutung derartigen Reflexen nicht zuerkannt, wobei die Frage offen bleiben muß, ob ein spezifisches Sinnesorgan dabei überhaupt eine Rolle spielt. Von den Hymenopteren wird den Ameisen, Bienen und Wespen trotz häufig fehlender Reaktion eine Hörfähigkeit nicht abgesprochen, sondern angenommen, daß Töne wahrgenommen werden, die die Menschen nicht hören [Lubbock[3])]. Bei den Ameisen soll es sich übrigens bei den gelegentlich zu beobachtenden Reaktionen um Schwingungen der Luft oder fester Körper handeln, die ohne besondere Sinnesorgane übertragen werden [Fielde und Parker[4])]. Von den Dipteren wird bei Moskitos einem im zweiten Antennengliede befindlichen Gehörorgan die Fähigkeit zugeschrieben, sowohl die Intensität des Schalles als auch die Entfernung der Quelle und die Richtung zu erkennen [Johnston[5])]. Das Erkennen der Schallrichtung soll daraus hervorgehen, daß die größten Mitschwingungen der Fühlerhärchen, die beim Tönen verschiedener Stimmgabeln zu beobachten sind, dann erfolgen, wenn die Richtung der Luftschwingungen mit der Längsachse des Haares einen rechten Winkel bilden [Mayer[6])]. Auch Culiciden sollen beim Schwärmen gegen Töne, besonders tiefe, sehr empfindlich sein, die so ausgelösten Reaktionen werden für modifizierte Tastempfindungen gehalten [Child[7])]. Bei den Lepidopteren wird trotz der bei den Raupen von Vanessa zu beobachtende Reaktion bei lautem Sprechen, Händeklatschen usw. ein akustisches Sinnesorgan von physiologischer Bedeutung nicht angenommen. Die Noctuiden zeigen nur eine Reaktion, wenn auf einer Flasche mit einem Kork ein quietschender Ton erzeugt wird [Stobbe[8])]. Diese

[1]) Regen: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Kl. III, Bd. 117, S. 487. 1909.
[2]) Nagel: Dissert. Tübingen 1892.
[3]) Lubbock: Leipzig 1889.
[4]) Fielde u. Parker: Proc. of the anat. nat. soc. of Philadelphia Bd. 56, S. 642. 1904/05.
[5]) Johnston: Journ. of microsc. soc. Bd. 3. 1855.
[6]) Mayer, A. M.: Americ. journ. of science (3) Bd. 8. 1874.
[7]) Child: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 58, S. 626. 1894.
[8]) Stobbe: Sitzungsber. d. naturforsch. Freunde Berlin H. 2, S. 95. 1911.

Reaktion bleibt auch nach Verschmieren der von DEEGENER entdeckten abdominalen Sinnesorgane erhalten. Das von einem Schmetterling produzierte schnarrende Geräusch soll zum Anlocken des Weibchens dienen, bei welchem ein eigenes Gehörorgan nachweisbar ist.

Während LECAILLON[1]) das Summen der Insekten als den adäquaten Reiz für die Arachnoiden erklärt (die Spinnen sollen angeblich auf musikalische Töne herankommen), handelt es sich nach BONNIER[2]) bei dem Schwirren eines Insektes, das für das menschliche Ohr als Ton empfunden wird, nur um die Flügelschwingungen, die, wenn sie das Netz der Spinne treffen, ihr zugeleitet durch den Erschütterungssinn wahrgenommen werden (sens de la trepitation).

Was die Einzelheiten in betreff des Hörens der *Wirbeltiere* anbelangt, so erweist sich speziell die Frage nach dem Hören oder Nichthören der Fische als sehr umstritten. Während ZENNECK[3]) auf Grund seiner Untersuchungen die bis dahin ziemlich allgemein akzeptierte Anschauung, daß die Fische kein Hörvermögen besitzen, ablehnt und zeigt, daß die von ihm geprüften Tiere (Leuciscus rutilus, Leuciscus dobula, Alburnus lucidus) durch Tonschwingungen erregt werden, sprechen sich wieder KÖRNER, BETZOLD und insbesondere BERNOULLI[4]) (der ZENNECKS Versuche nachgeprüft hat) auf Grund seiner Versuche an Forellen, Zandern und einem Aale entschieden dagegen aus. Auch MAIER[5]) konnte bei Verwendung einer elektrischen Glocke weder bei zahlreichen Meeres- noch auch Flußfischen eine Reaktion beobachten. Nur bei dem Zwergwels (Amiurus nebulosus) glaubt er eine Hörfähigkeit aufgefunden zu haben; das Tier verschwindet blitzschnell in die Tufsteinhöhle des Aquariums, sobald in seiner Nähe, selbst auch auf größere Entfernung gepfiffen wird. Genauere Untersuchungen über den Ort der Reizaufnahme gibt der Autor nicht an. PARKER[6]) konnte wiederum zeigen, daß bei Fundulus durch dem Wasser mitgeteilte Tonschwingungen Reaktionen hervorgerufen werden und welche ausbleiben, wenn das Ohr zerstört wird. Die Schallzufuhr geschah bei seinen Versuchen in der Weise, daß die Schwingungen einer Baßgeigensaite oder einer elektromagnetischen Stimmgabel durch ein Brett, das einen Teil der Aquariumswand bildete, dem Wasser zugeleitet wurden. Zu gleichen Ergebnissen gelangte BIGELOW[7]) bei Goldfischen. Auch er konstatiert die Abhängigkeit der Reaktion auf Schallreize vom Gehörorgan, da diese nach Durchschneidung des VIII. Hirnnerven ausblieben. LAFITE-DUPONT[8]) dagegen konnte bei Verwendung von Stimmgabeln (Aufsetzen des Stiels auf das Glasaquarium) weder an Knorpel- noch Knochenfischen Reaktionsbewegungen beobachten. Einen neuen Weg schlug zur Beantwortung der in Rede stehenden Frage PIPER[9]) ein. Er leitete von den Otolithen des Sacculus eines Hechtes zu einem Galvanometer ab und verwendete das Verhalten der Aktionsströme als Kriterium für die Schallerregung. Wurden Schallschwingungen mittels in das Wasser eingetauchten Membranpfeifen dem Präparat zugeführt, so erfolgte jedesmal eine positive Schwankung des normalen Ruhestroms bzw. eine Zunahme der Negativität am Otolithen. Die Größe der Aktionsströme änderte

[1]) LECAILLON: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 58, I, S. 770. 1906.
[2]) BONNIER: Rev. scientif. Bd. 2, S. 808. 1890.
[3]) ZENNECK: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 95, S. 346. 1903.
[4]) BERNOULLI: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 134, S. 633. 1910.
[5]) MAIER: Münch. allg. Fischereizeitung 1909, H. 6; Arch. f. Hydrobiol. Bd. 4, S. 393. 1909.
[6]) PARKER: Americ. naturalist Bd. 37, S. 185. 1903.
[7]) BIEGELOW: Americ. naturalist Bd. 38, S. 275. 1904.
[8]) LAFITE-DUPONT: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 63, II, S. 710. 1907.
[9]) PIPER: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 20, S. 293. 1906 u. Bd. 25. 1911; Arch. f. Anat. u. Physiol., Suppl. 1910, S. 1.

sich mit der Stärke der Schalleinwirkung. Andere auf den Otolithen ausgeübte Druckwirkungen zeigten einen wesentlich anderen Verlauf der elektromotorischen Vorgänge. Mangold schließt sich trotz dieser Versuche der Schlußfolgerung, daß das Labyrinth der Fische als Hörorgan anzusehen sei, nicht an und sieht sich in Übereinstimmung mit Winterstein, der es für unwahrscheinlich hält, daß sich bei Wassertieren zur Aufnahme akustischer Reize besondere Organe ausgebildet haben sollten.

Bei *Amphibien*, bei denen eine rudimentäre Schnecke bereits angelegt ist, und einzelnen Tiergattungen, wie dem Frosch und der Kröte, die unter physiologischen Bedingungen Schall produzieren, haben sich die längste Zeit Reaktionen auf Schallreize nicht nachweisen lassen. Erst Yerkes[1]) ist es gelungen, wenn auch keinen direkten Beweis motorischer Reaktion, so doch indirekt eine Wirkung akustischer Reize nachzuweisen, und zwar durch die Beeinflussung der Reaktionen auf andere Reize. Er konnte zunächst zeigen, daß die Atembewegungen der Tiere verändert wurden, und weiter, daß die Reaktionen auf Tastreize durch akustischen Reiz entweder verstärkt oder gehemmt bzw. nicht beeinflußt werden, wobei die Verstärkung in der Regel bei den männlichen, die Hemmung bei den weiblichen Tieren zum Ausdruck gelangt. Yerkes zeigt auch, daß die durch mechanische Reize bedingte motorische Reaktion des Frosches nicht nur durch in der Luft erzeugte Schallreize beeinflußt wird, wenn sich das Tier selbst in der Luft befindet, sondern auch, wenn die Trommelfelle halb oder ganz unter Wasser tauchen oder das ganze Tier 4 cm tief im Wasser[2]) steht. Ferner konnte er zeigen, daß neben verschiedenen Schallreizen auch das Quaken der Frösche selbst die gleiche Wirkung hervorriefen. Während Yerkes zeigen kann, daß Verletzungen am Trommelfell ohne oder von geringem Einfluß auf die Versuchsergebnisse sind, bringt er andererseits den Beweis, daß das innere Ohr dabei direkt beteiligt ist, da nach Durchschneidung des VIII. Hirnnerven trotz erhaltener Reaktionsfähigkeit auf mechanische Reize die sie beeinflussende Wirkung der Schallreize nicht mehr zu beobachten ist. Bezüglich der Kröten liegt nur eine gelegentliche Beobachtung von Courtis vor, der angibt, daß die Weibchen während der Paarungszeit auf den Trillerruf des Männchens, der mehrere Sekunden lang anzudauern pflegt, heranschwimmen. Die Tiere, die selbst aus größerer Entfernung dem Ruf folgen, treffen in der Regel gewöhnlich auch die Richtung. Gelegentlich sollen auch Männchen auf den Ruf der anderen herbeikommen.

Bezüglich der *Reptilien*, bei denen auch nur einzelne Vertreter Schall produzierten (Gecko), liegen nur wenige Untersuchungen vor, die im übrigen ziemlich übereinstimmend das Fehlen von Schallreaktionen konstatieren, obwohl aus dem Vorhandensein von Trommelfell und Columella auf das Vorhandensein eines Hörvermögens bei dieser Tierklasse geschlossen werden mußte. Die einzelnen Angaben bezüglich der Schlangen bedürfen einer exakten Prüfung. Mangold selbst gibt an, daß er bei einigen Ringelnattern als Reaktion auf Trompetentöne öfters Erregung, verstärkte Atmung sowie lebhafte Kriechbewegungen beobachtet habe. Eidechsen sollen, wenn sie mit Strychnin vergiftet sind, durch Schallreize in Tetanus zu bringen sein (Laqueur). Bezüglich der Schildkröten berichtet Mangold, daß es ihm niemals gelungen sei, durch irgendeinen Schallreiz irgendeine Wirkung zu erzielen. Krokodile sollen, wie Beyer angibt, sehr feinhörig sein.

[1]) Yerkes: Journ. of comp. neurol. Bd. 14, S. 124. 1904; Bd. 15, S. 279. 1905; Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 107, S. 207. 1905.

[2]) Wada konnte zeigen, daß das Trommelfell eines Frosches, der sich ungefähr $^1/_2$ cm unter der Wasseroberfläche befindet, auf Töne noch deutliche Mitschwingungserscheinungen zeigt, die bei einer Tiefe von $1^1/_2$ cm jedoch nicht mehr auftreten (zitiert auf Seite 765).

Über das Hören der *Vögel* besteht kein Zweifel. Wenn auch keine exakten Untersuchungen nach dieser Richtung vorliegen, so beweist die Fähigkeit zahlreicher Vögel, Worte und Sätze nachzusprechen, Melodien nachzusingen und nachzupfeifen (Papagei), eine hohe Ausbildung des Aufnahmeapparates und eines Gedächtnisses für komplizierte Schalleindrücke. Es wird nur bemerkt, daß nach operativer Entfernung der Columella keine Hörstörung zurückbleibt, und selbst nach Zerstörung des Labyrinthes vom ovalen Fenster aus bei Tauben soll das Gehör gelegentlich wiedergekehrt sein. Hier mögen auch die Angaben Ewalds[1]) über das Hören labyrinthloser Tauben Erwähnung finden und die daran sich anschließende Diskussion von Wundt[2]), Matte[3]) und Bernstein[4]), Strehl[5]) und Kuttner[6]), aus der hervorgeht, daß die Mehrzahl der Untersucher der Ansicht ist, daß die Reaktionen der labyrinthlosen Tauben durch Reizung der sensiblen Nervenendigungen bedingt sei.

Die Untersuchungen über die Hörfähigkeit der *Säuger* erstrecken sich im wesentlichen auf die Frage der Hörschärfe, auf das Tonunterscheidungsvermögen und auf die Bestimmung der unteren und oberen Hörgrenze. Als Methode kam die von Pawlow vorgeschlagene Methode der bedingten Reflexe der Speichelabsonderung und die von Kalischer[7]) eingeführte Dressurmethode auf bestimmte Töne zur Anwendung. Aus diesen Untersuchungen, die sich auf Katzen und Hunde beziehen, geht hervor, daß die Tiere ein Tonunterscheidungsvermögen haben, derart, daß sie noch Viertel- und halbe Töne als verschiedene Töne unterscheiden. Kalischer schreibt den Hunden ein absolutes Tongehör zu. Auch bei einem Esel konnte Kalischer ein absolutes Tongehör konstatieren. Bestimmungen über die untere und obere Hörgrenze wurden von Marx[8]) an Meerschweinchen vorgenommen. Die untere Hörgrenze soll am Ende der großen oder Anfang der kleinen Oktave liegen, die obere ungefähr in der Mitte der siebenten Oktave. Bei weißen Mäusen fand Quix die entsprechenden Werte zwischen c^2 und c^5. Eine Sonderstellung unter den Säugetieren nehmen die im Wasser lebenden Säuger ein. Boeninghaus[9]), der sich eingehend mit dem Gehörorgan dieser Tiere beschäftigte, berichtet, daß sie auf leichtes Geräusch im Wasser reagieren, jedoch auf Schallreize, wie lautes Schreien oder Schüsse, dies nicht tun.

Neue Untersuchungen.

Die Durchsicht der einschlägigen Literatur der neueren und neuesten Zeit[10]) läßt erkennen, daß das Interesse für die in Rede stehenden Fragen bezüglich des Hörvermögens der Tiere noch weiter fortbesteht und daß die Untersucher sich bemüht haben, die verschiedenen strittigen Fragen einer Lösung zuzuführen. Die einzelnen Arbeiten haben ebensowohl das Hörvermögen der Wirbellosen wie jenes der Wirbeltiere zum Gegenstand. Charakterisiert sind die Untersuchungen der letzten Jahre dadurch, daß man jene Methoden der Hörprüfung,

---

[1]) Ewald: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 59, S. 258. 1894; Bd. 131, S. 188. 1910.
[2]) Wundt: Wundts physiol. Studien Bd. 9, S. 496. 1893; Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 61, S. 339. 1895.
[3]) Matte: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 57, S. 437. 1894.
[4]) Bernstein: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 57, S. 475. 1894; Bd. 61, S. 113. 1895.
[5]) Strehl: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 61, S. 205. 1895.
[6]) Kuttner: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 64, S. 249. 1896.
[7]) Kalischer: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1909, S. 303; Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss., mathem.-naturw. Kl. 1907.
[8]) Marx: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 59, S. 1, 123, 192, 333. 1909.
[9]) Boeninghaus: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 45, S. 31. 1901.
[10]) Berücksichtigt ist diese bis zum Jahre 1925.

bei welchen Reaktionen durch inadäquate Reize hervorgerufen wurden, verließ und sich bemühte, speziell durch die Dressurmethode einen Aufschluß über das Hörvermögen zu erzielen.

Bezüglich der *Insekten* — und nur über den Gehörsinn dieser Klasse der *Wirbellosen* liegen Untersuchungen vor — scheint die Anschauung immer mehr an Boden zu gewinnen, daß es sich bei ihnen um einen echten Gehörsinn handelt, in dessen Dienst auch entsprechende Gehörorgane stehen. Ein großer Teil dieser Tiere ist außerdem befähigt, Stimmen zu produzieren. Es sind bei den genannten Gruppen Gehörorgane beschrieben, die in bezug auf ihren Bau eine gewisse Übereinstimmung mit denen der Wirbeltiere aufweisen in dem Sinne, daß eine schwingungsfähige Membran zur Aufnahme der Schallwellen — Trommelfell — und eine receptorische Sinnesfläche vorhanden ist, welche beide entweder direkt miteinander verbunden sind, wie bei den Acridiiden, Cicadeen und Lepidopteren, oder wo zwischen diesen ein lufthaltiger Raum (Locustiden) eingeschaltet ist. Vogel[1]) beschreibt die im ersten Hinterleibsring gelegenen Sinnesorgane bei einzelnen einheimischen und exotischen Singzikaden. Dasselbe besteht aus einer in der Mitte sehr dünnen Membran, die durch einen eigenen Spannmuskel — den Tensor tympani — gespannt wird. Jedes Trommelfell ist an einer Stelle verdickt und mit einer Erweiterung der Trachea (Tracheenblase) verwachsen. Rings um das Trommelfell liegt in einer chitinösen Gehörkapsel das Sinnesorgan, das einen den Chordotonalorganen ähnlichen Bau aufweist. Der Apparat, der mit jenen der Acridiiden und Locustiden eine gewisse Ähnlichkeit zeigt, besteht aus Faserzellen, Sinneszellen, Umhüllungszellen und Stiftkörper. Das Sinnesorgan enthält über 1500 parallel nebeneinander angeordnete Sinnessaiten (Sopolophoren), deren Zellen ihre Fortsätze in den „Gehörnerven" senden. Auch von Eggers liegen Untersuchungen über das Gehörorgan bei Noctuiden vor. Der letztere hat nun auch[2]) an einigen Spezies (Agrotis pronuba, Catocala nupta, Amphipyra pyramidea) Versuche angestellt. Aus den Ergebnissen dieser Versuche — die Tiere zeigten auf verschiedene Geräusche, wie Anschlagen eines Metallgegenstandes an einem Blechdeckel und Quietschtöne, erzeugt durch Drehen eines Glasstöpsels in einer Stöpselflasche, deutliche Flucht- und Schreckreaktionen — zieht der Autor den Schluß, daß die von ihm näher beschriebenen Tympanalorgane spezifische Schallrezeptoren sind. Allerdings glaubt er, daß diese Tiere auch mit Hilfe anderer Sinnesorgane, vermutlich der Tastsinnesorgane oder der Chordotonalorgane in den Flügeln und Antennen, befähigt sind, die Erschütterungen der Luft bei starken Schallreizen wahrzunehmen. Regen[3]), dem es gelungen ist, zu zeigen, daß die Tympanalorgane bei der Heuschrecke beim alternierenden Zirpen eine Rolle spielen, konnte nun auch zeigen, daß diese Sinnesorgane auch bei Grillen im Dienste des Gehörsinnes stehen. Er fand bei der weiblichen Feldgrille (Liogryllus camp.), daß sie nicht mehr das zirpende Männchen aufsucht, wenn man bei ihr die Tympanalorgane zerstört oder die Männchen durch Zerschneiden ihres Zirporganes am Zirpen verhindert. Als besonders überzeugend sind jene Versuche, bei welchen die Zirplaute des Männchens telephonisch übertragen wurden; auch diesen näherte sich das Weibchen. Bemerkenswert ist dabei, daß die Tiere auf Töne einer Galtonpfeife nicht reagieren, wenn sie in ihrer Höhe mit den natürlichen Zirplauten übereinstimmen und kontinuierlich gegeben werden. Andererseits haben amerikanische Autoren zeigen

[1]) Vogel: Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 67, S. 190—231. 1923.

[2]) Eggers, F.: Versuche über das Gehörorgan der Noctuiden. Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. C: Zeitschr. f. vergl. Physiol. Bd. 2, H. 4, S. 297. 1925.

[3]) Regen: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien Bd. 123. 1914.

können, daß einige Exemplare der Gattung Catocala doch auf schrille Laute einer Galtonpfeife reagieren, dagegen auf tiefe Töne oder Geräusche nicht. Während v. Frisch[1]) auf Grund von Dressurversuchen sich nicht überzeugen konnte, daß die Flugtonhöhe bei den Bienen irgendeine Rolle bei der Anlockung zum Futterplatz spielt, glaubt andererseits Armbruster[2]) ein Hörvermögen bei der Honigbiene annehmen zu können. Auf telephonisch übertragene Töne von Glühkathodenröhren dressierte Tiere zeigten in der Mehrzahl ein Verhalten, das er im Sinne seiner Annahme zu deuten sich für berechtigt hält. McIndoo[3]), welcher die Chordotonalorgane der Honigbiene beschreibt, vermißt bei ihr ein Trommelfell.

Was nun das Hören der *Wirbeltiere* anbelangt, so konzentriert sich das Interesse der Autoren hauptsächlich auf die Frage, ob die *Fische* hören oder nicht. Die vorstehend skizzierte Übersicht ließ eher auf den Mangel einer Hörfähigkeit schließen, zum mindesten war die Frage als strittig zu bezeichnen. Als die ersten, die neuestens zu dem Problem wieder Stellung nehmen, sind O. Körner und K. Grünberg[4]) zu erwähnen. Die Verfasser versuchten auf einem neuen Weg zum Ziele zu gelangen. Ausgehend von der Tatsache, daß durch starke, langanhaltende Schallreize bei Säugetieren Schädigungen im Gehörorgan zu erzielen sind, suchten sie festzustellen, ob mit der gleichen Methode ähnliche Wirkungen im Labyrinth bei den Fischen zu erzielen wären. Trotzdem sie nun einen Zwergwels (Amiurus nebulosus) und sechs Goldorfen (Idus mellanotus var. aurata) der Wirkung einer Metallglocke und eines elektrisch betriebenen Läutewerkes durch 500 Stunden aussetzten, blieb das Labyrinth, wie die mikroskopische Untersuchung ergab, unverletzt, und sie schließen daraus, daß dieses demnach auch nicht als Aufnahmeapparat für Schallwellen zu dienen habe[5]).

Einen neuen Anstoß erhielten die Untersuchungen durch eine Mitteilung von v. Frisch[6]). Es gelang ihm, einen geblendeten Zwergwels (Amiurus nebulosus), der wiederholt bei Versuchen über das Hören seitens anderer Experimentatoren in Verwendung kam, auf einen Pfiff zu dressieren. Das geschah in der Weise, daß er jedesmal während der Fütterung — das Fleisch wurde ihm an der Spitze eines Glasstabes vor den Mund gehalten — auch mit dem Munde einen Pfiff ertönen ließ. Nach einigen Tagen hatte das Tier gelernt, auf den Pfiff aus seinem Aufenthaltsort herauszukommen, noch bevor das Futterstäbchen im Wasser war. Derselbe Dressurversuch gelang ihm auch bei einem zweiten Exemplar. Der Autor schließt aus diesen Versuchsergebnissen, daß die Frage, ob der Zwergwels auf Töne reagiert, endgültig entschieden ist, jene aber, ob der Zwergwels hört, vorderhand noch offen ist[7]).

Auch MacDonald[8]) vermochte einen kleinen Fisch (Pimephalus notatus) auf das Tönen einer Saite von 96 Schwingungen zu dressieren, und Westerfield[9])

---

[1]) v. Frisch: Zool. Jahrb., Abt. Allg. Zool. Bd. 40. 1923.

[2]) Armbruster: Naturwissenschaften Bd. 10. 1922.

[3]) MacIndoo: Journ. of comp. neurol. Bd. 34. 1922. Zitiert nach den Ber. üb. d. ges. Physiol. Bd. 14, S. 329.

[4]) Körner und Grünberg: Ein neuer Versuch zur Entscheidung der Frage, ob das Labyrinth der Fische Gehörswahrnehmungen vermittelt. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 79, S. 301—307.

[5]) Der Referent im Jahresbericht sieht sich auf Grund der vorstehenden Versuche zu der Äußerung veranlaßt, „daß die alte Streitfrage, ob die stummen, in der Stille des Wassers lebenden Fische hören, endgültig zu verneinen sei".

[6]) v. Frisch: Biol. Zentralbl. Bd. 43, S. 439—446. 1923.

[7]) Es entspricht nicht ganz den Tatsachen, wenn Buddenbrook in seinem Lehrbuch: Grundriß der vergleichenden Physiologie, I. Teil. 1924 den von Frisch untersuchten Zwergwels als „das bestbekannte Beispiel eines hörenden Fisches" anführt.

[8]) MacDonald: Journ. of comp. psychol. Bd. 2, S. 191—193. 1922.

[9]) Westerfield: Journ. of comp. psychol. Bd. 2, S. 187—190. 1922.

berichtet, daß es ihm gelungen ist, bei Fischen sogar ein Tonunterscheidungsvermögen nachzuweisen. Die Fische (Umbra limi) wurden in der Art dressiert, daß einerseits beim Füttern mit Schneckenfleisch der Ton *d* (288 v. d.) eines Saiteninstrumentes und beim Darreichen von Fließpapierkügelchen mit Campherspiritus ein höherer Ton mit 426 Schwingungen ertönte. Beim Vertauschen der Töne schnappten die Fische beim tiefen Ton nach dem Fließpapier, während sie beim hohen Ton das Schneckenfleisch unbeachtet ließen.

Manning[1]) suchte festzustellen, wie die einzelnen Teile des Labyrinthes an der Reaktion der Goldfische auf Töne, die Biegelow festgestellt hatte, beteiligt sind. Während nach seiner Erfahrung die Goldfische auf alle Arten Schwingungen zwischen 43—2752 pro Sek. reagieren, mit 20% Ausnahme bei den höchsten Tönen, reagieren solche, denen der Utriculus samt den daranhängenden Kanälen herausgezogen worden war, nur auf höchste und tiefste Töne. Zerstörung der beiden Sacculi und der Lagena hat zur Folge, daß Töne nur von 688 Schwingungen abwärts Reaktionen bewirken. Nach Zerstörung von Utriculus, Sacculus und Lagena bleibt nur eine ganz schwache Reaktion auf die niedrigsten Töne erhalten. Der Autor meint, daß Schwingungen bis 344 pro Sek. durch die Haut und durch die Seitenlinie, solche bis 688 durch den Utriculus und von 1376—2752 und höher vom Sacculus und Lagena wahrgenommen werden.

In allerletzter Zeit hat Froloff[2]) versucht, mit Hilfe der Methode der bedingten Reflexe die Frage zu beantworten. Es wurden Schallreize mit elektrischen Schlägen gleichzeitig appliziert. Nach mehrmaliger Wiederholung wurde der Schall allein zu einem ebenso starken Erreger des bedingten Reflexes wie beliebig andere Reize. Werden die rhythmischen Schwingungen (Telephon) unmittelbar dem Wasser mitgeteilt, so werden die bedingten Reflexe beim Fisch leichter ausgebildet, als wenn sie durch die Luft auf das Wasser übertragen werden. Der Verfasser zieht aus seinen Ergebnissen folgenden vorsichtigen Schluß: „So hervorgerufene Reaktionen können nur mit Vorsicht als Gehörreaktionen bezeichnet werden, solange nicht feststeht, daß sie durch das Labyrinth vermittelt werden, jedenfalls steht aber die Tatsache des Vorhandenseins von Reaktionen der Fische auf diese Gruppe von Reizen (‚quasi Gehörreizen') außer Zweifel."

Zieht man das Ergebnis aus all diesen Versuchen, so kann man zunächst nur sagen, daß Fische auf Schallreize zu reagieren vermögen[3]). Absolute Beweiskraft in bezug auf die Frage, ob die Fische hören oder nicht, ist all den genannten Untersuchungsergebnissen nicht zuzuschreiben. Zu den Versuchen von Körner und Grünberg wäre zu bemerken, daß das Fehlen von Veränderungen im Labyrinth auf langdauernde Schallschädigungen nicht absolut beweisend ist, da auch bei gewissen Säugetieren (Mäusen und Ratten) und bei Vögeln solche Schädigungen nicht zur Beobachtung kommen.

Bei den Angaben von MacDonald und Westerfield ist jene Bemerkung am Platze, die Frisch selbst bezüglich seiner Versuche macht. Was nun die Lokalisationsversuche von Manning anbelangt, so ist immerhin möglich, daß durch die verschiedenen Eingriffe die Erregbarkeit der Tiere derart beeinflußt wurde, daß sich dadurch der Ausfall für Wellen bestimmter Wellenlänge erklären ließe.

[1]) Manning: Journ. of exp. zool. Bd. 41, S. 5—20. 1924.

[2]) Froloff: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 208, S. 261. 1925.

[3]) Ich kann nicht umhin, an dieser Stelle den Satz aus meiner Arbeit (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 61, S. 464. 1895) zu zitieren: „. . . daß für Goldfische ein Hören durch das Gehörorgan nicht nachgewiesen werden kann, daß sie jedoch auf Schallwellen reagieren."

Bezüglich des Hörens der *Amphibien* liegt eine Untersuchung von Bruyn und van Nifterik[1]) vor, in welcher sie einerseits die Untersuchungen von Yerkes bei Fröschen wieder aufnahmen und auch auf Kröten übertrugen. Sie konnten sich überzeugen, daß bei Fröschen die Beantwortung von Tastreizen durch kurzdauernde Geräusche (Krachen einer Telephonmembran) verstärkt wurden, wenn sie den mechanischen Reizen unmittelbar vorangingen, bei einem größeren Zwischenraum aber sie abschwächten. Bei dezerebrierten Tieren war das Verhalten das umgekehrte. Bei Kröten war die Verstärkung um so deutlicher, je größer das Intervall war, selbst dann noch, wenn das Zeitintervall bis zu 10 Sekunden betrug.

Bei *Reptilien* ist es zum erstenmal Berger[2]) gelungen, bei Eidechsen nicht nur Reaktionen auf Schallreize nachzuweisen (Öffnen der Augen bei schlafenden Tieren, beim Ertönen von Orgelpfeifen oder elektrischen Klingeln), sondern diese Tiere auch zu Dressurversuchen heranzuziehen. Wurde bei solchen Tieren gleichzeitig mit der Darreichung des Futters an einem bestimmten Ort das a eines Stimmpfeifchens angegeben, so kamen die Tiere, wenn nach einiger Zeit allein gepfiffen wurde, an den gewohnten Futterplatz zur Nahrungssuche, indem sie dieselben Kopf- und Mundbewegungen machten wie bei der Nahrungsaufnahme selbst. Es gelang auch zu zeigen, daß eine veränderte Thoraxatmung auf Töne von der Galtonpfeife auftrat. Damit ließ sich die obere Hörgrenze für die Eidechse bestimmen; dieselbe liegt zwischen 7400—8200 v. d. Auch bei einem Krokodil konnten Reaktionen auf Schallreize nachgewiesen werden, während bei Schildkröten solche niemals zu erzielen waren. Fast gleichlautende Befunde hatte übrigens schon vorher Kuroda[3]) an der Eidechse (Tachydromus tachydromoides) erhoben. Als obere Hörgrenze hat er Werte von 4600 und 12 500 Schwingungen gefunden. Auch ihm war es nicht gelungen, bei Schildkröten, ob zu Wasser oder zu Land, Reaktionen hervorzubringen.

Über Gehörprüfungen beim *Vogel* berichtet Wada[4]). Er bediente sich dabei der Methode, die Tiere (Tauben) aus der Hypnose durch Töne zu erwecken. Als höchsten wirksamen Ton findet er das a^3 gelegentlich bis c^4. Ausschaltung des Musculus tensor tympani, dem die Aufgabe zufällt, nach Art eines Tonusmuskels einen bestimmten Spannungszustand des Trommelfells zu erhalten, bedingt bei Tauben keine Abnahme der Hörfunktion. Das Trommelfell des Vogels läßt, wie ebenfalls Wada zeigen konnte, auf verschiedene Töne deutliche Mitschwingungserscheinungen erkennen (wie übrigens auch das der Amphibien, Reptilien und Säuger). Bemerkt sei noch, daß der Musculus tympani der Vögel nicht wie jener der Säuger mit einer reflektorischen Verkürzung auf Schalleinwirkung reagiert[5]). In jüngster Zeit gelang es Ten Cate[6]), Tauben auf das Erklingen einer Glocke oder auf einen Pfiff zu dressieren, und Jellinek[7]), durch Dressurversuche an Tauben ein Tonunterscheidungsvermögen nachzuweisen, welches auch nach Entfernung des Trommelfells und der Columella keine Einbuße erleidet.

---

[1]) Bruyn und van Nifterik: Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 5, S. 363—379. 1921.

[2]) Berger: Experimentelle Studien über Schallperzeption bei Reptilien. Dissert. Breslau 1923; Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. C: Zeitschr. f. vergl. Physiol. Bd. 1, S. 517—540. 1924.

[3]) Kuroda: Journ. of comp. psychol. Bd. 3, S. 27—36. 1923 (Berichte Bd. 21, S. 206).

[4]) Wada: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 202, S. 46. 1924.

[5]) Breuer: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Kl. Bd. 116. 1907.

[6]) Ten Cate: Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 8, S. 234. 1923.

[7]) Jellinek: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 211, S. 64 und 73. 1926.

Bezüglich des Hörvermögens der *Säuger* liegt eine Angabe von Dennler[1]) über das Unterscheidungsvermögen von Klängen bei Pferden vor. Über das Tonunterscheidungsvermögen der Hunde berichtet Anrep[2]). Da einerseits Angaben vorlagen, daß Hunde Töne von 80 000—100 000 Schwingungen zu unterscheiden vermögen, andererseits ein Unterscheidungsvermögen überhaupt geleugnet wird, hat Anrep es unternommen, mit Hilfe der bedingten Reflexe von Pawlow das Verhalten einer genauen Prüfung zu unterziehen. Es wurden vier Hunde für die Untersuchung herangezogen, und der Verfasser konnte zeigen, daß sie zwischen den Tönen von 637,5 und 1062,5 v. d. deutlich zu unterscheiden vermochten.

Aus diesen spärlichen Versuchen an Säugetieren geht wohl zunächst hervor, daß im allgemeinen keine großen Unterschiede zwischen dem Hörvermögen dieser und dem Menschen anzunehmen sind, immerhin gibt es noch eine Reihe von Fragen, die der Beantwortung harren, so insbesondere nach der Lokalisation des Schalles bei Tieren, von denen man nur weiß, daß die Ohrmuscheln dabei beteiligt sind, und auch bei den Wirbellosen bleibt, selbst wenn man bei den Insekten ein Hörvermögen annimmt, das Auffinden der Schallquelle, also die Richtungswahrnehmung, ein Rätsel.

---

[1]) Dennler: Biol. Zentralbl. Bd. 40, S. 175. 1920.
[2]) Anrep: Journ. of physiol. Bd. 53, S. 367—385. 1920.

Statoreceptoren.

Bau der statischen Organe.

Von

W. Kolmer

Wien.

Mit 22 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Eine ausführliche Übersicht der Literatur bis 1850 findet sich in Politzer: Geschichte der Ohrenheilkunde, Bd. I. Annähernd vollständige Literaturzusammenstellung bis 1910 im Aufsatze von Kolmer: Geschichte der mikroskopischen Anatomie des Labyrinthes. Ebenda Bd. II. Stuttgart: Enke. Eine weitere Übersicht der Literatur 1910—1922 findet man im Aufsatz Kolmer: Mikroskopische Anatomie des nervösen Apparates des Ohres. Handbuch der Neurologie des Ohres von Alexander und Marburg, S. 101. Wien: Urban & Schwarzenberg 1923. Ferner Bütschli: Vorlesungen über vergleichende Anatomie. 3. Lief., S. 740—805. Berlin: Julius Springer 1921. Speziell Arthropoden und Insekten bei Demoll: Die Sinnesorgane der Arthropoden. Braunschweig: Vieweg 1917, sowie bei Pütter: Artikel Statisches Organ. Handbuch der Naturwissenschaften, herausg. von Verworn. Die Wirbeltiere sind eingehend behandelt bei Retzius: Gehörorgane der Wirbeltiere Bd. II. Stockholm 1881 u. 1884. Biologische Untersuchungen 1881—1914, s. Registerband. Ferner bei Mangold: Gehörsinn und statischer Sinn. Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie Bd. IV. 1913. Wiedersheims Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, 5. Aufl. Jena. Sehr ausführliche Schilderung der statischen Organe enthält Plate: Allgemeine Zoologie Bd. II: Sinnesorgane. Jena: Fischer 1924. Gute Stereophotos der Wirbeltierlabyrinthe enthält Gray: The Labyrinth of animals. London: Churchill 1907.

A. Allgemeines.

Unter den Einrichtungen, welche dazu bestimmt sind, mit dem Namen *statische Organe* oder im weitesten Sinne statische Einrichtungen bezeichnet zu werden, könnte man alle diejenigen Dispositionen im Tier- und Pflanzenreich zusammenfassen, durch die es bewirkt wird, daß ein Organismus oder Teile desselben, eine bestimmte Lage im Raume einnehmen. Dieser umfassenden Definition würden auch sehr einfache Einrichtungen und Vorkommnisse entsprechen, wie etwa die durch das verschiedene spezifische Gewicht der pigmentierten und unpigmentierten *Anteile des Froscheis*[1]) hervorgerufene Einstellung des dunklen Eipoles innerhalb der abgelegten Eihüllen nach oben und gleichzeitig gegen das einfallende Licht hin oder des Dotters im Vogelei immer mit der Keimscheibe nach oben. Ebenso die bei pelagischen Teleostiern häufigen *Öltropfen* der Eier, die ein Aufsteigen resp. Schwimmen an der Meeresoberfläche gewährleisten. Hierher zu zählen ist auch die Fähigkeit einzelliger Organismen, wie etwa der beschalten Amöbe, *Arcella*, durch Sekretion einer Gasblase im Innern des Protoplasmas den beschalten Teil des Körpers nach oben zu bringen und damit die Anheftungsmöglichkeit für ihre Pseudopodien auf einer Unterlage zu finden.

[1]) Born: Über den Einfluß der Schwere auf das Froschei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 24. 1885.

Hierher gehören auch die Sauerstoff erfüllten Tracheenblasen der *Corethra-larven*, deren Füllung das Tier sein Schweben in horizontaler Stellung verdankt [Wesenberg-Lund[1])].

Was die von Haberlandt[2]) eingehend studierten „statischen Einrichtungen" in *pflanzlichen* Zellen betrifft, so mag es zweifelhaft sein, ob wir sie in Fällen, wo sie direkt mechanisch durch den Einfluß der Schwerkraft pflanzliche Organismen oder Pflanzenteile in eine bestimmte Lage bringen, zu der eben erwähnten Kategorie von Einrichtungen rechnen sollen oder nicht. Wohl aber erscheint dies berechtigt, wenn sie einen Reiz auf das pflanzliche Protoplasma ausüben, welcher sich längs der im Pflanzenkörper etwa vorhandenen protoplasmatischen Leitungsbahnen auf andere Pflanzenteile ausbreitet, erst durch Turgoränderungen in diesen eine Lageänderung hervorrufen.

Als *eigentliche statische Sinnesorgane im engeren Sinne* müssen wir aber jene Einrichtungen auffassen, bei denen nicht unmittelbar, sondern mittelbar, durch Übertragung auf nervösem Wege, also reflektorisch, eine Veränderung der Körperhaltung, der Stellung der Organe des Körpers gegeneinander und dadurch mittelbar eine Einstellung gegen die Richtung der Schwerkraft bei dem betreffenden Lebewesen zustande kommt. Es sind im physikalischen Sinne 2 Arten von Kräften, welche als *spezifischer, adequater Reiz* für solche echte statische Organe angesehen werden müssen. Einerseits die auf alle Organismen ununterbrochen einwirkende Schwerkraft, andererseits die Trägheit, welche bei Beschleunigungen, die der Organismus erfährt, auf die statischen Apparate einwirken kann. Diese Trägheit wird sich entweder als geradlinige Komponente bei geradlinigen Bewegungen fühlbar machen, oder sie kann bei Drehbewegungen als Winkelbeschleunigung in Erscheinung treten.

Wir finden im gesamten Tierreiche allerlei Einrichtungen, welche infolge ihres anatomischen Baues als statische Organe aufgefaßt werden können. Wir finden sie in den verschiedenen Klassen der wirbellosen Tiere, sowie in den Klassen und Ordnungen der Wirbeltiere weit verbreitet. Während wir aber bei den Wirbellosen den Eindruck gewinnen, daß es sich um aus der gleichen Ursache an verschiedenen Regionen des Körpers und in verschiedenem Zusammenhang mit dessen Organen entwickelte Einrichtungen handelt, die wir nicht als homolog, sondern als analoge Konvergenzerscheinungen auffassen müssen, ist eine Homologie und somit ein stammesgeschichtlicher Zusammenhang für die bei den Wirbeltieren sich findenden Organe höchstwahrscheinlich anzunehmen. Wir werden aber zwischen den statischen Organen der Wirbellosen und denen der Wirbeltiere ebenfalls nur das Verhältnis von Konvergenzerscheinungen nachweisen können. Aus den genannten Gründen erscheint es auch heute noch berechtigt, die so verschiedenartigen statischen Organe Wirbelloser und die der Wirbeltiere getrennt zu betrachten, wenn auch alle gleichmäßig aus dem Ektoderm hervorgehen.

B. Bei Wirbellosen.

Eine große Anzahl von Einrichtungen wirbelloser Tiere wurden, weil sie kleine Kalkkonkremente enthalten und mehr oder minder geschlossene Bläschen mit Sinneszellen, die in Beziehung zu diesen Kalkkörpern treten, darstellen, ursprünglich als Analoga der Labyrinthorgane der Wirbeltiere, in denen ebenfalls die damals als Otolithen bezeichneten Kalkbildungen auffielen, aufgefaßt und als Gehörorgane bezeichnet. Ziemlich gleichzeitig verbreitete sich die Ansicht, daß sowohl

[1]) Wesenberg-Lund: Insektlievet in ferske vande. Gylendalsk. Bokhandel Nordisk Verlag 1915.

[2]) Haberlandt: Die Sinnesorgane der Pflanzen. Leipzig 1904.

diese Organe bei den Wirbellosen als auch die Konkremente enthaltenden Abschnitte des Labyrinths der Wirbeltiere nichts mit der eigentlichen Hörfunktion zu tun haben, dagegen durch Beeinflussung der Spannung der einzelnen Muskeln des Körpers, bei Ctenophoren der Wimperblättchentätigkeit die Orientierung des Tieres gegenüber der Schwerkraft bewirken. Man bezeichnete nunmehr die Organe beider Tiergruppen, da sich bei den Wirbellosen fast überall eine eigentliche Hörfunktion nicht nachweisen ließ, als statische Organe. Nachdem man bei den Wirbeltieren auch andere als durch die Schwerkraft bedingte Wirkungen auf die Muskeln vom Labyrinth aus beobachtet hatte, sah man im Wirbeltierlabyrinth auch ein Organ mit dynamischer Funktion, was wieder dazu führte, daß auch bei Wirbellosen eine Gruppe von Organen als dynamische oder statisch-dynamische Organe aufgefaßt wurden, das heißt solche, von denen aus reflektorisch die Leistungsfähigkeit oder die Leistung bestimmter Muskelgruppen im Körper beeinflußt werde. Es ist deshalb Aufgabe physiologischer Untersuchung bei vielen der hier angeführten Organtypen genau festzustellen, ob sie durch die Schwerkraft allein oder vorwiegend gereizt werden, also statische Organe im engsten Sinne sind, oder ob sie auch durch andere beschleunigende Kräfte gereizt werden und erst durch die von ihnen ausgehende Wirkung auf den Tonus von Muskeln die Lage des Tieres zur Schwerkraft beeinflußt wird. Man wird dann solche entweder nur als *statisch wirksame* oder in letzterem Falle als *statisch-dynamische Organe* bezeichnen müssen[1]).

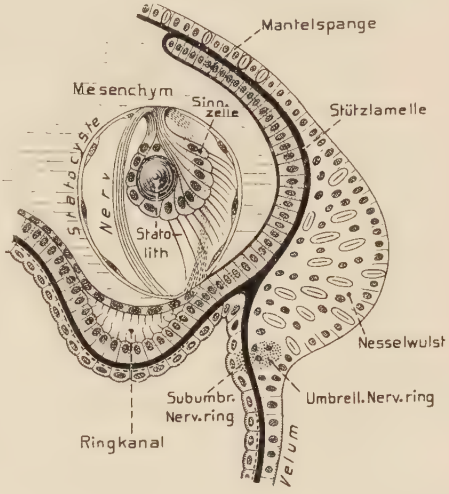


Abb. 151. Radialschnitt durch den Schirmrand mit einer Statocyste und Mantelspange einer *Trachymeduse, Carmarina hastata.* (Nach O. und R. Hertwig, aus Bütschli.)

Bei den *Medusen* ist eine große Anzahl verschiedener als statische Organe gedeuteter Bläschen und bläschenartiger Einrichtungen beschrieben worden. Es handelt sich hier durchwegs um in Epithelbläschen eingeschlossene Konkremente. Aber nicht in allen Fällen ist die Lage der Konkremente zu den Epithelien eine derartige, daß eine den anderen statischen Organen analoge Beziehung sich leicht daraus deuten ließe.

Bei den *Trachymedusen* finden sich am Rande der Umbrella nach außen von deren Nervenring radiär angeordnete, mit dem Wachstum sich vermehrende Kölbchen, die aus einer Papille hervorgehen, die auf einer polsterartigen Verdickung sitzt. Die Papille enthält Zellen, in denen runde Statolithen eingeschlossen sind. Die das Kölbchen umgebenden Epithelzellen besitzen lange Sinneshaare. Es sind wahrscheinlich Beziehungen dieser Zellen zu Nerven vorhanden. Bei anderen Formen sind diese Kölbchen vom Integument ringförmig umwachsen, oder liegen wie bei *Carmarina hastata* innerhalb eines besonderen aus Epithelien bestehenden Säckchens. Die Sinneszellen setzen sich direkt in Nervenfasern fort. Bei *Leptomedusen* (*Obelia, Aequorea*) senken sich statische Gruben in die Schirmgallerte ein und schließen sich zu *Statocysten* ab[2]).

[1]) Kafka: Einführung in die Tierpsychologie. Leipzig: Barth 1914.

[2]) Hertwig, O. und R.: Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig 1878.

Diese Randkörper sind ziemlich regelmäßig in sehr verschiedener Anzahl, zumindest 4 am Rande des Medusenschirmes verteilt, und stehen teils an der Basis der Tentakel, teils zwischen denselben. Bei *Aequorea* treten bis 600 solche Körper auf.

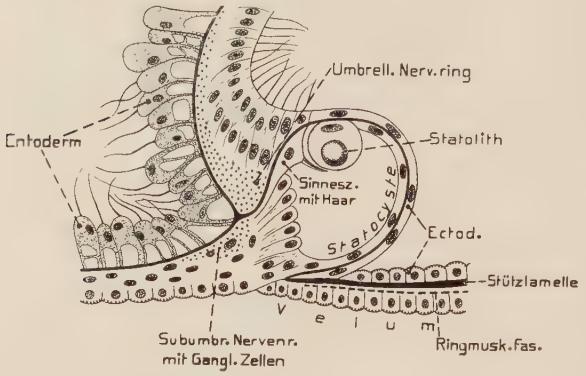


Abb. 152. Radialschnitt durch den Schirmrand und eine Statocyste einer *Leptomeduse, Aequorea forskali.* (Nach O. und R. Hertwig, aus Bütschli.)

Bezüglich der hier beschriebenen Organe der *Cnidarier* ist in neuester Zeit der Einwand gemacht worden[1]), daß es sich nicht um echte statische, sondern um statisch-dynamische Apparate eigentlich handle, nachdem man früher derlei Einrichtungen als Gehörapparate gedeutet hatte. Heute ist es wahrscheinlich, daß auch eine statische Funktion solcher Bläschen nur dort anzunehmen ist, wo irgendwelche Einrichtungen getroffen sind, daß das Konkrement infolge der Trägheit oder Einwirkung der Schwere innerhalb des Bläschens wenigstens minimale Exkursionen auszuführen imstande ist und man wird sogar vielleicht eine Reihe von Formen in eine andere Kategorie einzureihen haben, möglicherweise nur als Reservesubstanzen, bei denen das umgebende Gewebe das Konkrement ganz dicht umschließt. Eine Entscheidung darüber, ob bei diesen Organen primäre oder sekundäre Sinneszellen vorliegen, ist, da überhaupt Untersuchungen mit den neueren Nervenfärbungsmethoden

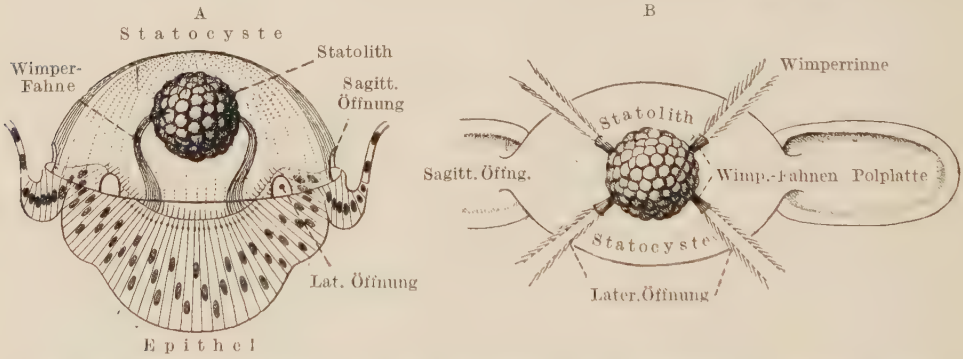


Abb. 153. Schema der Statocyste einer *Ctenophore* (etwa *Callianira*). A. Laterale Ansicht; Epithel im optischen Durchschnitt; die Statocyste körperlich, doch der optische Durchschnitt ihrer Wand eingezeichnet. B. Die Statocyste in Apikalansicht mit den Polplatten und dem Anfang der Wimperrinnen. (Nach R. Hertwig und Chun, aus Bütschli.)

an ihnen noch wenig durchgeführt worden sind, schwer möglich. Dasjenige, was wir vom Nervensystem der Nesseltiere überhaupt bisher wissen, läßt gleichwohl beide Möglichkeiten plausibel erscheinen, denn es sind bei diesen Tieren sowohl Sinneszellen, die einen Fortsatz aus dem Epithel indas „diffuse" Nervensystem oder in den Randring entsenden[2]), bekannt, andererseits sind auch an-

[1]) v. Frisch: Sinnesphysiologie der Wassertiere. Verhandl. D. Zool. Ges. 29. 1924.
[2]) Bethe: Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig.

scheinend zwischen den Epithelien des Ektodermes frei endigende Ausläufer von Nervenzellen von einzelnen Autoren angegeben worden. Diese Fragen wären dringend einer neuerlichen Untersuchung unter Anwendung der modernen Nervendarstellungsmethoden zu unterziehen.

Bei den *Ctenophoren* sind speziell bei *Beroë* und bei *Cestus*[1]) die statischen Organe so beschaffen, daß sie im Zentrum des Zentralnervensystems angeordnet sind, und zwar liegen hier eine Anzahl von konzentrisch stehenden haartragenden Zellen, deren Haare etwas konvergieren. Diese konvergierenden Haare bilden 2 Reihen, deren eine eine zarte Kuppelwölbung bildet, während die 2. Reihe S-förmig gekrümmt ist und direkt zusammenhängt mit einem eben noch mit freiem Auge sichtbaren, aus kleinen kugeligen Konkrementen aufgebauten kugelrunden Statolithen. Das Epithel, welches zwischen den die Wimperfahnen tragenden Zellen steht, ist nur mit kleinen Cilien versehen. Diese Kuppel oder Statocystenblase ist mit Flüssigkeit gefüllt, ihre Wandung geht aus der Verwachsung von 4 Platten hervor, welche an die Ruderplättchen der Ctenophoren erinnern. Diese Kuppel besitzt sagittale und laterale Öffnungen, von denen die ersteren zu den sog. Polplatten im Zentrum des Tieres beiderseits hinleiten, während die lateralen in die Wimperrinnen überführen. Der Statolith besteht aus Calciumphosphat, jedes einzelne Kügelchen liegt in einer besonderen Zelle, die von der Epithelplatte herstammt und schon vor der Ablösung von derselben in sich die Konkremente abscheidet. Bei den stark umgebildeten *Ctenophoren, Ctenoplana* und *Coenoplana* besteht eine offene beutelförmige Grube, die nur durch eine Scheidewand im Innern an die Verhältnisse der Abschließung bei den anderen Formen erinnert. Bei *Tialphiella* ist das statische Organ nur rudimentär ausgebildet. (Bütschli l. c.)

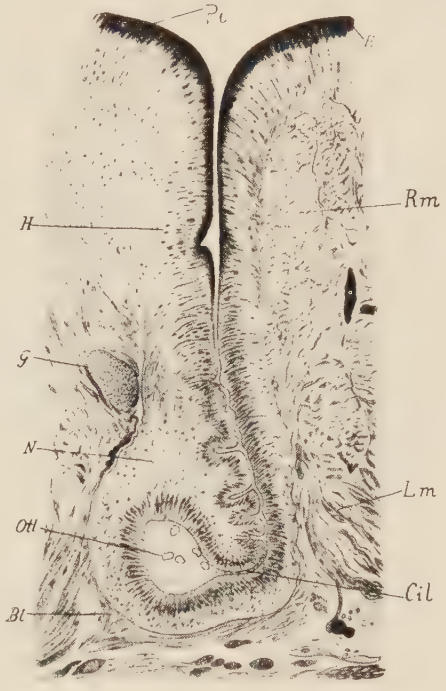


Abb. 154. Statocyste eines marinen Borstenwurmes, *Arenicola marina*, nach Ehlers etwas verändert, aus Plate. *Cil* Cilien, *E* Epidermis, *G* Gefäß, *H* Epithel des Kanals, *Lm* Längsmuskeln, *N* Nerv, *Otl* Statolith, *Pi* Pigment, *Rm* Ringmuskeln.

Auch bei den *Würmern* sind statische Organe in Form von 2 kleinen, meist mit den Kopfganglien durch einen Nerven verbundenen Bläschen gefunden worden, insbesondere bei gewissen *Polychäten, Arenicola, Sabella und bei Nemertinen.* Dagegen scheinen sie bei verwandten Formen zu fehlen[2])[3]).

Bei den *Plathelminthen* finden sich bläschenförmige Organe, bei den *Turbellarien* stets, bei den *Acoelen*, häufig bei *Rhabdocoeliden*, fehlen aber den *Dendrocoelen.* Die Statolithen können Sphäriten sein, wie bei den *Acoelen*, seltener wie

[1]) Chun: Die Ctenophoren des Golfs von Neapel. Leipzig 1880.
[2]) Beranek: Alciopiden. Rev. suisse de zool. Genf 1895.
[3]) Fouvel: Alciopiden. Cpt. rend. assoc. de France. Angers 1903.

bei manchen *Nemertinen* sind mehrere kleine *Sphäriten* vorhanden. Die Innervation ist nicht genau untersucht.

Ganz analoge Statocysten finden sich auch bei einigen Echinodermen, bei der Holothurie *Synapta* sind sie genauer von Cuénot untersucht worden, die sogenannten „Sphäridien" der Seeigel sind nach Plate als umgewandelte Stacheln anzusehen.

Das auffällige statische Organ der *Mollusken* ist seit langem eingehend studiert worden, anfänglich natürlich auch im Sinne eines Gehörbläschens gedeutet worden. Es handelt sich in allen Fällen um den Ganglien, zumeist dem Pedalganglion anliegende Bläschen, welche entweder allseitig geschlossen, in die Tiefe des Körpers verlagert sind, oder als Zeichen ihrer embryonalen Entstehung noch mit einem mehr oder minder langen Gang zur Körperoberfläche im Zusammenhang stehen. Am eingehendsten studiert sind sie bei den *Heteropoden*, wo sie innerhalb des durchsichtigen Tierkörpers an Bindegewebssträngen isoliert, besonders auffällig hervortreten[1]), und es auch besonders leicht ist, den Verlauf des *Nervus staticus* zu ihnen zu verfolgen. Aus der sehr eingehenden Untersuchung von Tschachotin[2]) wissen wir nunmehr, daß dieses kugelige Bläschen ausgekleidet ist von einzelnen großen Epithelzellen, welche große bewegliche Wimperflammen, die von einer Gruppe von Basalkörperchen ausgehen, besitzen. Die reizaufnehmenden Sinneszellen sitzen auf einer kleinen Erhöhung, der Macula statica, und zwar an dem dem Eintritt des Nerven entgegengesetzten Ende des Bläschens. Dies kommt dadurch zustande, daß von diesen Sinneszellen, welche als primäre Sinneszellen anzusehen sind, der Achsenzylinderfortsatz, d. h. die Fasern des Nervus staticus, das ganze Bläschen umziehen. Die Sinneszellen besitzen eine Gruppe von kurzen reizaufnehmenden Haaren. Das geschlossene, mit Flüssigkeit gefüllte Bläschen, das bei großen Individuen fast 1 mm Durchmesser besitzt, enthält einen kugelrunden, aus geschichtetem Arragonit bestehenden Statolithen, der wesentlich kleiner ist als das Bläschen und von dem Tschachotin festgestellt hat, daß er durch eigenartige rythmisch auftretende Bewegungen der Wimperflammen der Auskleidungszellen von Zeit zu Zeit gehoben und in eine kurze Rotation versetzt wird, dabei findet sich Gelegenheit, daß das Steinchen je nach der Richtung der Schwerkraft oder durch die Beschleunigung auf die Zellen der Macula statica drückt, wodurch der Reiz auf den Nervus staticus übertragen

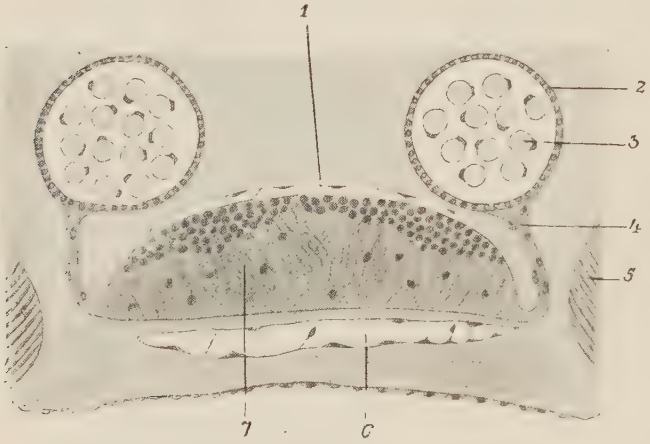


Abb. 155. Schnitt durch die beiden Statocysten der *Holothurie Synapta inhaerens* nach Cuénot, aus Plate, Allgemeine Zoologie. *1* Wand des Epineuralsinus, *2* Statocyste, *3* Statolithenzellen, *4* Statocystennerv, *5* Längsmuskel, *6* Pseudohämalkanal, *7* Radiärer Nerv.

[1]) Claus: Heteropoden. Arch. f. mikr. Anat. 1875.
[2]) Tschachotin: Die Statocyste der Heteropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 90.

wird und im Anschluß daran Lageänderungen des Tieres auftreten. Einige Mollusken haben viel einfachere Einrichtungen, indem nur wenige Sinneszellen entwickelt sind, oder die ganze Statocyste von niedrigem flimmerndem Epithel ausgekleidet ist. Auch die Statolithen stellen beispielsweise bei *Helix* und ähnlichen Formen[1])[2]) kleine ovale geschichtete Konkremente von ziemlich einfachem Bau dar.

Bei manchen *Muscheln* findet sich eine Statocyste, die noch durch einen flimmernden Kanal mit der Körperoberfläche zusammenhängt, der sich bei manchen Formen im Alter schließt. Die *Pecten*muschel besitzt rechts und links 2 verschiedene gebaute Statocysten mit einem links kugeligen, rechts halbkugeligen

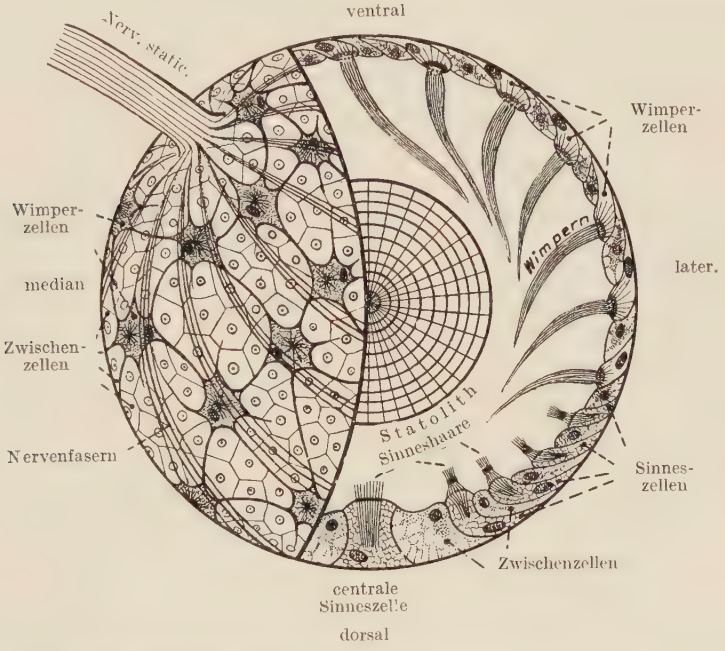


Abb. 156. Schema der Statocyste des pelagischen *Heteropoden Pterotrachea*, nach TSCHACHOTIN aus BÜTSCHLI. Linke Hälfte, mit erhaltener Wand, zeigt den Zutritt des Nervus staticus und dessen Ausbreitung über die Cystenwand sowie deren Zellen in Flächenansicht. Rechte Hälfte zeigt den Durchschnitt der Cystenwand durch die Mitte der Macula statica. Die Wimperbüschel der Wimperzellen in Ruhestellung, in welcher der Statolith frei in der Cyste schwebt.

Statolithen, der aus vielen kleinen Konkrementen zusammengesetzt ist. Bei Formen mit offenem Kanal findet man auch kleine Kieselsplitter als Statolithen von außen aufgenommen, also exogene Statolithen.

Bei den *Cephalopoden* finden wir eine recht komplizierte Anordnung der Statocyste, und zwar sind eigentümliche Zapfen vorhanden, die von der Wand des in den Kopfknorpel eingeschlossenen Bläschens nach innen vorspringen, die Nerven aber gehen von einer an der Wandung des Bläschens sich ziemlich lange hinstreckenden, und dabei einen Winkel bildenden, vorspringenden Leiste, der *Crista*, aus und von einer mit einem größeren Hörsteinchen verbundenen

[1]) LACASE-DUTHIERS: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 1868.
[2]) LEYDIG: Gastropoden. Arch. f. mikr. Anat. 1871.

Macula statica. Daneben werden von Hamlyn-Harris[1]) noch 2 kleine *Maculae neglectae*, alle von Ästen des Nervus staticus innerviert, angegeben. Diese Sinnesendstellen besitzen größere zylindrische bis kugelige Sinneszellen und daneben schmale Stützzellen, von denen die ersteren mit Haaren an der Oberfläche versehen sind. Es läßt sich auch noch ein kurzer, mit den Bläschen zusammenhängender Kanal, ein *Ductus endolymphaticus*, nachweisen. Bei den *Octopoden* ist zwischen der Wand des Bläschens und der Knorpelwandung ein teilweise von Bindegewebe und Blutgefäßen durchzogener, sonst aber flüssigkeitsgefüllter „Perilymphraum" zu unterscheiden.

Die Statolithen der Cephalopoden sind unregelmäßig kegelförmige Gebilde, in deren Basis die Sinneshärchen der Macula in kleine Höhlungen sich einsenken. Bei Octopoden sind relativ lose prismatische Kalkteilchen vorhanden. Auf der Crista wurden keine festen Teile nachgewiesen. Trotzdem es wahrscheinlich ist, daß es sich bei Cephalopoden ebenfalls um primäre Sinneszellen in den Stato-

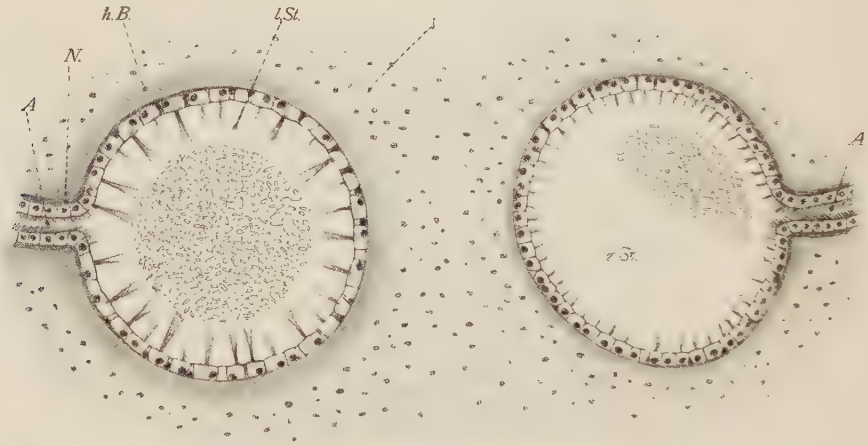


Abb. 157. Medianschnitt durch die Statocysten der *Pilgermuschel*, *Pecten inflexus*, die verschieden gebaut sind, nach v. Buddenbrock schematisch, aus Plate. *l. St.* linke, *r. St.* rechte Statocyste, die linke mit großer kugeliger Statolithenmasse, die rechte anders gebaut, *A* Ausführungsgang, umsponnen vom Nerven *N.*, *h. B.* hyalines, *r. B.* retikuläres Bindegewebe.

cysten handelt, sprechen doch die Bilder, die wir selbst bei *Sepiola* nach gelungener Nervenfärbung gesehen haben, eher für das Vorkommen sekundärer Sinneszellen in der Crista und Macula.

Besondere Bedeutung für das Verständnis der statischen Organe haben diese bei den Arthropoden speziell den *Crustaceen*[2])[3])[4]) gewonnen. Bei den Crustaceen finden wir kleine mit der Oberfläche des Körpers durch meist ganz enge Öffnungen zusammenhängende Hohlräume, deren Innenfläche Sinneszellen trägt, deren chitinöse Haare ins Innere hineinreichen und deren Achsenzylinderfortsatz, es handelt

[1]) Hamlyn-Harris: Die Statocysten der Cephalopoden. Zool. Jahrb., Abt. f. Zool. u. Physiol. Bd. 18. 1902.

[2]) Kreidl: Weitere Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinths. II. Versuche an Krebsen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 103. 1904.

[3]) Mangold: Gehörssinn und statischer Sinn. Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie Bd. IV. 1913.

[4]) Prentiss: The Otocysts of decapode crustacea, its structure developement and function. Bull. Mus. Comp. Harvard. Coll. Bd. 36. 1901.

fich ja bei allen Arthropoden um primäre Sinneszellen, sich in den Nervus staticus sortsetzt. Als Statolithen dienen bald Fremdkörper (Steinchen, Sandkörner) der Außenwelt (*Palaemon*), bald im Bläschen selbst abgeschiedene rundliche, geschichtete Konkremente (*Mysis*). In letzterem Falle kommt es vor, daß die Zellhaare in die Konkremente hineinreichen. Wir finden derartige Statocysten bei den dekapoden Krebsen an der Basis der Antennen, bei zahlreichen anderen Formen an anderen Körperstellen, beispielsweise bei den Mysisarten, wo sie zuerst auffielen, im Exopodit des Schwanzes.

Hier liegt je ein geschichtetes Konkrement in der Mitte eines eiförmigen Hohlraumes, der Statocyste, und es gehen die Sinneshaare der auf einer kleinen Papille versenkten Sinneszellen direkt in die Substanz des Statolithen bis in dessen Kern hinein. Die distalen Fortsätze der Sinneszellen sind daher mit ihm fest verbunden [Bethe[1])].

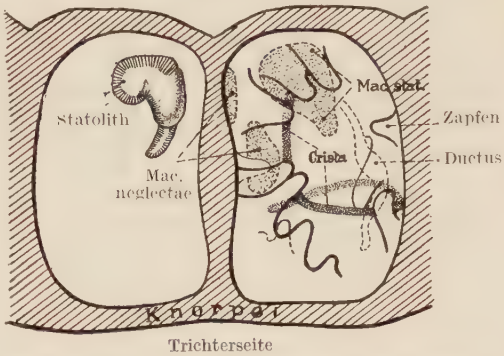


Abb. 158. Die beiden Statocysten des *Cephalopoden Sepia officinalis* in aboraler Ansicht schematisch dargestellt, in der rechten die Zapfen, die Maculae und die Crista eingezeichnet. Die Zapfen der aboralen Wand dicker konturiert. In der linken Statocyste nur der Statolith eingezeichnet. (Nach Hamlyn-Harris, aus Bütschli.)

Proximale Fortsätze dieser Sinneszellen bilden die Achsenzylinder des Nervus staticus, der in das Schwanzganglion eintritt.

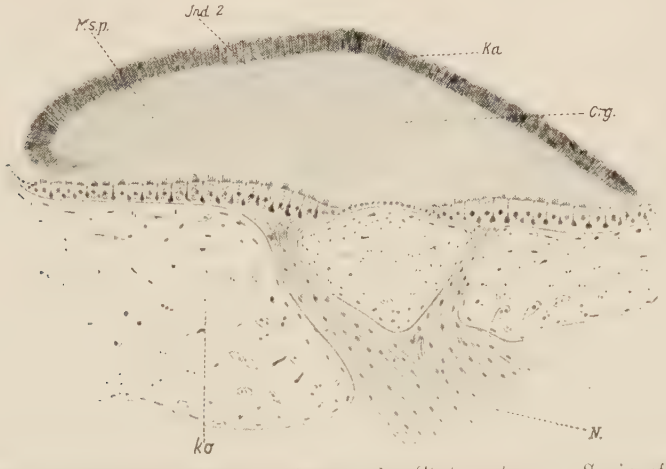


Abb. 159. Schnitt durch die Macula princeps der Statocyste von *Sepia officinalis*, parallel der Schalenseite (nach Hamlyn-Harris, aus Plate). *Ind. Z.* indifferente Zellen, *Ka* Kalkprismen, *Ko* Knorpel, *Ms. p.* Sinneszellen der Macula princeps, *N.* Nerv, *Org.* organischer Kern.

Bei der Häutung der Krebse werden die Statolithen, die wesentlich aus Fluorcalcium bestehen, entfernt und neue gebildet.

---

[1]) Bethe: Die Otocyste von Mysis. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Bd. 8. 1895.

Auch bei *Landisopoden*, den Asseln, ist ein mit dem Cerebralganglion verbundenes ähnliches kleines Organ gefunden worden, dessen Bau aber nicht ganz mit dem der Statocysten übereinstimmt.

Bei den dekopoden Krebsen liegt die Statocyste im Basalglied der ersten Antenne. Wir finden dort ein Säckchen, das auf der Medianseite eine Öffnung hat. Die Öffnungen der beiderseitigen Fühler stehen einander entgegen. Wenn der Krebs sich häutet, so wird die feine Cuticula der Statocyste mitsamt den Statolithen ausgeworfen, in die neue Höhlung wieder Sand aufgenommen.

Bei den *Insekten* finden wir zahlreiche *statisch-dynamische* Organe entwickelt. Zu den statischen Organen im engeren Sinne darf man vielleicht die als statische Organe von Stauffacher[1])[2])[3]) bei der *Reblaus* und bei der *Tannenlaus* gedeuteten Bildungen, die Konkremente enthalten, rechnen.

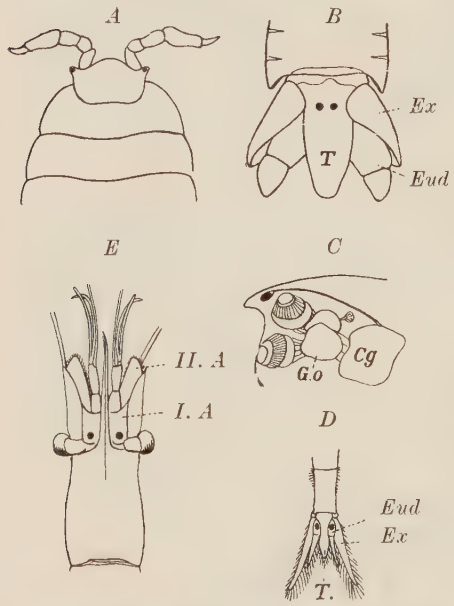


Abb. 160. Lage der Statocysten (als schwarze Punkte eingetragen) bei *Krebsen:* A. *Landassel, Platyarthrus*, B. *Assel, Anthura gracilis*, C. *Flohkrebs, Ampelisca*, D. *Schizopode, Leptomysis*, E. *Decapode, Palaemon*. (Nach Hesse, aus Plate.)

Bei *Nepa*, dem Wasserskorpion, finden sich am Abdomen der Larve Sinnesgruben, die mit Haaren ausgekleidet sind, welche in Sinnesborsten auslaufen. Nach Baunacke[4]) kann man durch Entfernung der Sinnesborsten bewirken, daß diese Tiere auf einer umkippenden Unterlage nicht mehr ihre Bewegungsrichtung ändern. Bei *Nepa* sind auf der Bauchseite innerhalb der auf die Sternite zurückgebogenen Paratergitlappen in jedem Segment mit Borsten ausgekleidete Sinnesgruben angeordnet, so daß die Borsten auf der Trennungsebene zwischen Wasser und der in der Rinne befindlichen Luft gelegen sind. Diese bei der Larve bestehende Einrichtung wird bei der Imago, der die Atemrinne fehlt, durch ähnliche Einrichtungen abgelöst, die rings um jedes abdominelle Stigma gelegen sind und auf welchen sich überdeckende Kegelborsten vorhanden sind.

Auch verwandte Formen, wie *Ranatra*, zeigen ähnliche Einrichtungen, welche nach Baunacke dazu dienen sollen, die Orientierung des Tieres gegenüber dem Oberflächenhäutchen des Wassers zu gewährleisten.

Zu den statisch-dynamischen Organen werden von einzelnen Untersuchern (Demoll) auch die sog. *Halteren* der *Muscida* gerechnet, welche ein den chordotonalorganen ähnlich gebautes, kompliziertes Gebilde darstellen, welches in zwei Gruppen an der Basis der Haltere gelegen ist. Diese Gebilde leiten aber anderer-

[1]) Stauffacher: Über ein neues Organ bei Phylloxera vastatrix. Allg. Zeitschr. f. Entomol. Bd. 8. 1903.

[2]) Stauffacher: Das statische Organ bei Termes coccineus. Allg. Zeitschr. f. Entomol. Bd. 9. 1904.

[3]) Stauffacher: Zur Kenntnis des statischen Organs bei Phylloxera vastatrix. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 82. 1905; Bd. 88. 1907.

[4]) Baunacke: Statische Sinnesorgane bei den Nepiden. Zool. Jahrb., Abt. f. Zool. u. Physiol. Bd. 34. 1912.

seits über zu der Gruppe der von den Chordotonalorganen repräsentierten Proprioceptoren, werden also nicht ausschließlich von der Schwerkraft oder Trägheit erregt.

Diese statisch-dynamischen Organe, die eine Verwandtschaft einerseits mit den sog. Chordotonalorganen andererseits mit den mit großer Wahrscheinlichkeit als Gehörorgane gedeuteten Tympanalorganen von Heuschrecken und Cikaden besitzen, enthalten verschiedene Modifikationen von sog. „skopolophoren" Endorganen, bei denen eine bipolare Sinneszelle an ihrem peripheren Fortsatz eine stiftförmige Differenzierung trägt, die wieder von einer besonderen Hüllzelle umgeben ist. Dieser Stift legt sich an die beweglichen, den Reiz vermittelnden Bestandteile (Epidermoidalbildungen) oder Hypodermiszellen mit anderen Zellen, Muskelfasern an. Besonders häufig finden sich Anhäufungen solcher skopolophoren Zellen bei den verschiedensten Insekten im 2. Antennenglied, wo sie als Johnstonsches Organ bezeichnet werden (vgl. Demoll).

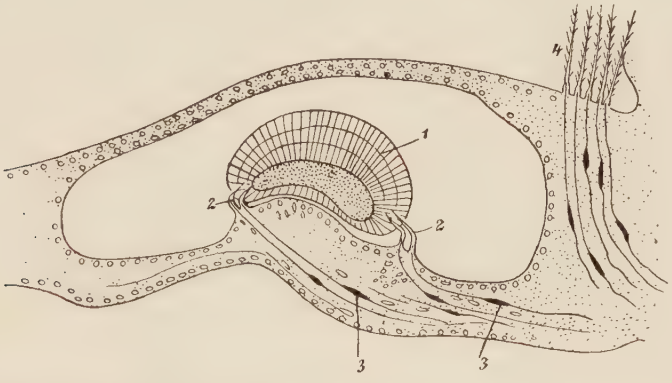


Abb. 161. Längsschnitt durch die Statocyste von *Leptomysis gracilis* (nach Bethe, aus Plate). *1* Statolith, *2* Sinneshaare, *3* Sinneszellen, *4* freie Sinneshaare.

Auch bei den *Copelaten* und den *Ascidienlarven* findet sich zwischen dem 3. und 4. Ringmuskel linksseitig unpaar ein kleines, mit einem Statolithen versehenes Bläschen, auch bei *Doliolum*. Bei den Ascidienlarven liegt es dem ventralen Boden der Sinneshirnblase an, besitzt aber keinen Statolithen, so daß seine Deutung als statisches Organ, wie übrigens auch infolge seiner embryonalen Genese noch nicht einwandfrei geklärt ist (Bütschli).

Bei *Amphioxus* ist bisher überhaupt *niemals irgendein Organ als statisches Organ* angesprochen worden. Auch in seiner larvalen Entwicklung macht dieses Tier kein Stadium durch, in welchem eine den Sinnesgruben der Vertebraten analoge Einrichtung auch nur vorübergehend auftreten würde, so daß diesbezüglich kein Anhaltspunkt dafür vorliegt, daß, wie für viele Organsysteme dieses Tieres behauptet wurde, es sich um rückgebildete Organe einer anderen Gruppe handle.

C. Bei Wirbeltieren.

Was die *Wirbeltiere* betrifft, so finden wir das statische Organ durch das Labyrinth repräsentiert, in dessen Bläschen, dem Sacculus und Utriculus wir als Aufnahmestellen für Erregungen größere löffelförmig geformte Flecken, die *Maculae staticae* und in den Bogengängen die *Cristae*, der Ampullen finden.

Die *Cyclostomen*[1][2]) zeigen ein vom Typus der übrigen Wirbeltiere durch besondere Ausbildungen oder Rückbildungen etwas abweichendes Labyrinth. Dieses liegt im Inneren einer rundlichen Knorpelkapsel, die nur den Nerven durchtreten läßt. Es zeichnet sich vor allem dadurch aus, daß ein Teil der Labyrinthauskleidung, der bei anderen Wirbeltieren indifferentes Auskleidungsepithel entspricht, hier mit langen Flimmerfahnen versehenes, sehr bewegliches Wimperepithel trägt, welcher Abschnitt als das „Vestibulum" bezeichnet wird. Es finden sich bei den Petromyzonten 2 Maculae entwickelt, ohne daß Utriculus und Sacculus ganz getrennt wären. An Bogengängen finden wir bei den Petromyzonten nur 2 entwickelt, bei den Myxinoiden finden wir sogar nur einen Bogengang, in dem 2 Ampullen mit ihren Cristae ausgebildet sind. Auffällig ist im Sinnesepithel der Cyclostomen, daß wir in den Haarzellen einen aus mehreren Fibrillen bestehenden Fadenapparat finden, der von der im cuticularen oberflächlichen Häutchen befindlichen Platte, welche die Zellhaare trägt, ausgeht, und in der Zelle bis unterhalb des Kernes hinabreicht und sich dann wieder eine Spirale bildend [Tretjakoff[3])] ein Stück weit nach aufwärts wendet, ein Verhalten, das bisher an keiner

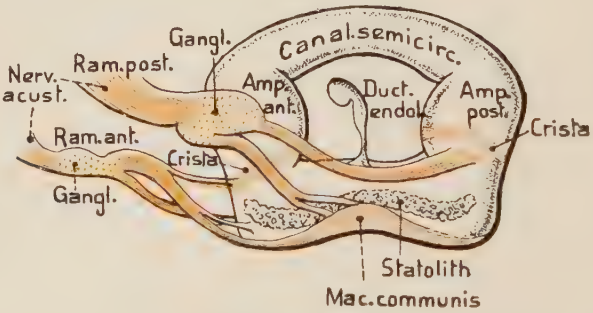


Abb. 162. Linkes häutiges Labyrinth von *Myxine glutinosa* in dorsomedialer Ansicht; Nerven und Macula Braun. (Nach Retzius, aus Bütschli.)

anderen Zelle irgendeines Wirbeltieres beobachtet wurde, zu dem ich bei Cephalopoden im Cristaepithel Analogien fand. Die Stützfibrillen in den schmalen Stützzellen sind weniger deutlich. Die Statolithen bestehen aus miteinander verschmolzenen, Andeutung konzentrischer Schichtung zeigenden Kalkbildungen, die eine Grundmasse inkrustieren, die bei Entkalkung erhalten bleibt. Es finden sich noch daneben immer freie kleinste Kügelchen auf der Oberfläche der die Maculae überziehenden Gallerte. Myxine besitzt das flimmernde Vestibulum nicht.

Das Labyrinth der *Selachier* liegt in relativ weiten perilymphatischen Räumen, die im Kopfknorpel ausgespart sind. Es ist relativ und absolut auffallend groß. Große Haifische, aber auch schon mittelgroße Formen, besitzen die größten Bogengänge und Ampullen unter allen Wirbeltieren, so daß deren Größe und ziemlich leichte Zugänglichkeit im Knorpel für manche experimentelle Eingriffe sie besonders geeignet macht. Das größte Labyrinth fand ich bei *Somniosus*

[1]) Retzius: Das Gehörorgan der Wirbeltiere. Stockholm 1881.

[2]) Krause, R.: Die Entwicklung des Aquaeductus vestibuli s. Ductus endolymph. Anat. Anz. Bd. 19. 1901. Die Endigungen des Nervus acusticus im Gehörorgan des Flußneunauges. Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss. 1905, S. 48. Das Gehörorgan der Petromyzonten. Verhandl. d. anat. Ges.; Anat. Anz. Erg.-Bd. 29, S. 259; vgl. auch Entwicklung des Gehörorgans in Hertwigs Handbuch der Entwicklungsgeschichte 1906. Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere in Einzeldarstellungen. Berlin: De Gruyter 1923.

[3]) Tretjakoff: Die Sinnesorgane des Neunauges. Odessa 1916. (Russisch.)

microcephalus, dem Eishai, bei dem Bogengänge 18 cm Länge erreichen. Schon bei den Haien tritt eine besondere Ausbuchtung des Sacculus auf mit einer Macula, die Statolithen trägt, der *Macula lagenae*. In der Gegend der ursprünglich weiten Einmündung des Utriculus in das Vestibulum findet sich eine kleine Endigung, die mehr nach Art einer Crista gebaut ist, früher als Macula, jetzt als Crista neglecta bezeichnet wird. Sie findet sich bei den einzelnen Selachiern und Teleostiern etwas verschieden gelagert. Bei den *Selachiern* finden wir Utriculus und Sacculus getrennt, durch einen kurzen Gang miteinander verbunden. Der Ductus endolymphaticus, der bei den Cyclostomen nur eine geringe Länge erreicht und blind endigt, bleibt bei allen Selachiern zeitlebens mit einer kleinen, an der Oberfläche der Kopfhaut mündenden Öffnung mit der Außenwelt in offener Verbindung, er ist bei den meisten recht lang und ziemlich kompliziert gekrümmt, und enthält dort bei manchen Formen einen klappenartigen Apparat, dessen Wandungen Zotten aufweisen (Portmann). Bei *Acanthias* inseriert nach Retzius in seiner Nähe ein kleiner Muskel. Von einzelnen Selachiern wird beschrieben, daß sie während der Entwicklung aus der Außenwelt Sandkörnchen durch diesen Kanal sich als *Statolithen* einverleiben wie die Krebse (Rhina, Squatina, Torpedo), bei den übrigen

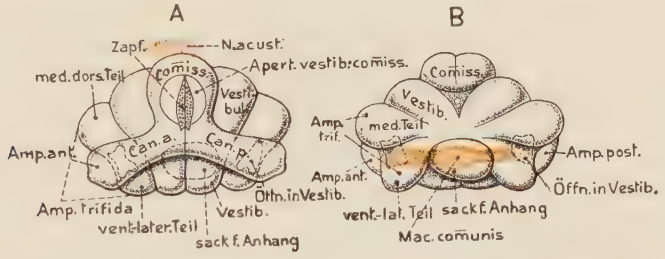


Abb. 163. Labyrinth von *Petromyzon fluviatilis* mit N. acusticus (nach Retzius, aus Bütschli). A. Ansicht des linken Labyrinths von der Dorsolateralseite. B. Ansicht des rechten Organs von der Ventromedialseite.

finden wir auf den Maculae ziemlich voluminöse, aus vielen konzentrischen Schichten um viele Zentren zusammengesetzte, nicht sehr harte sprudelsteinartige Statolithen. Im Sinnesepithel, das die *Maculae* und *Cristae* zusammensetzt, finden sich schmale, nur an der Basis und an der freien Oberfläche verbreiterte Stützzellen, zwischen ihnen flaschenförmige Sinneszellen, die ein ziemlich langes zusammengesetztes Sinneshaar tragen. Diese Einrichtung der Maculae gilt für die gesamten höheren Wirbeltiere. Bei allen Wirbeltieren finden wir auf den Maculae eine Gallerte, in der entsprechend den einzelnen Haarzellen kleine Kämmerchen ausgespart sind, in die die Haare hineinreichen, während zarte Gallertfäden bis nahe an die Oberflächen der Stützzellen, von denen wahrscheinlich die Abscheidung der Gallerte in späteren Entwicklungsstadien allein ausgeht, heranreichen. Die distale Oberfläche der Gallerte ist fest mit den Statolithen verbunden. Die Nerven treten durch die Wandung des Labyrinths von unten her an das Epithel heran, indem sie die darunter liegende Basalmembran durchbohren. Zumeist finden wir im Zentrum der Maculae dickere, in der Peripherie dünnere Nervenfasern. Während letztere, bei manchen Tieren nach einer horizontalen Plexusbildung, mit kleinen knopfförmigen Verbreiterungen zwischen den Epithelzellen frei endigen, zeigen die zentraleren dicken Fasern eine Beziehung gewöhnlich zu Gruppen von Zellen in der Weise, daß sie mit ihrem Neuroplasma die Sinneszellen zu 3—7 kelchförmig umfassen. Diese Verbindung ist eine recht innige, und es reicht das Neuroplasma fast dicht bis an die Epithelober-

fläche. Das Verhältnis der Neurofibrillen ist bei den Fischen nicht genau bekannt. Auch gelang es bisher nicht in deren Sinneszellen Fibrillen darzustellen.

Bei den Knochenfischen finden wir auf den drei Maculae je einen großen monozentrisch geschichteten Otolithen, der für jede Art eine ganz bestimmte Form besitzt Die Schichtung des sehr harten, aus Arragonit bestehenden Steines zeigt einen jährlichen Zuwachs, und es können so bei größeren älteren Fischen sehr ansehnliche, bis über Zentimeter große Gebilde vorhanden sein, die dann der Gallerte aufliegen. Sie werden als *Lapillus* im Utriculus, *Sagitta* im Sacculus und *Asteriscus* auf der Macula lagenae bezeichnet.

Die Cristae der Ampullen sind bei allen Wirbeltieren halbkreisförmig geformte, in das Lumen der Ampulle hinein vorgebuchtete Falten des Epithels, welche von einer eigenartigen Bindegewebsschichte getragen werden, durch welche die Nerven zum Epithel ziehen. Das Epithel dieser Partie besteht aus

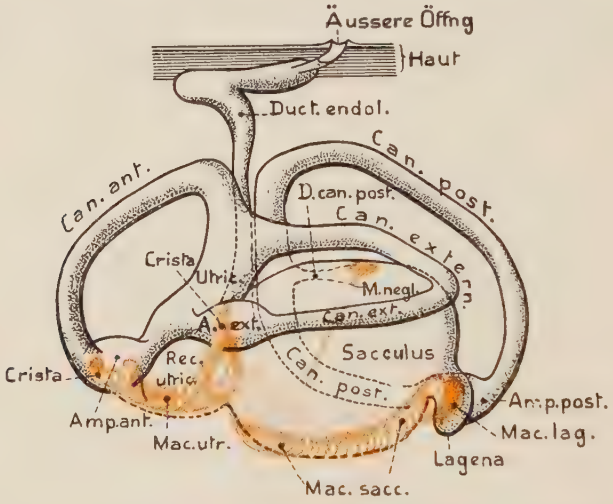


Abb. 164. Linkes häutiges Labyrinth von *Raja clavata* von der Lateralseite (nach Retzius, aus Bütschli).

schmalen hohen Stützzellen, die miteinander an der freien Oberfläche durch Kittleisten verbunden sind, und deren Kern zumeist in der Nähe der Zellbasis gelegen ist. Sie fassen zwischen sich die Sinneszellen, welche ganz ähnlich gebaut sind, wie die der Maculae, also auch auf dem freien Pol der Zelle eine cuticulare zarte Endplatte mit einer mittelständigen Verdickung tragen, von welcher ein Büschel dicht aneinander liegender feinster Haare ausgeht, welche untereinander durch eine zarte verkittende Masse zusammengehalten werden, und nur unter Einwirkung einzelner Reagenzien büschelförmig auseinander weichen. Außerdem befindet sich nahe der freien Oberfläche der Zelle das Diplosom mit einer daraus entspringenden Geißel, die zumeist etwas kürzer ist als die Haare und nach Angaben Helds während des Lebens schwingen soll. Die Haare der Cristae unterscheiden sich durch größere Länge von denen der Maculae, während letztere die Länge der sie tragenden Zelle nicht wesentlich übertreffen, sind die Haare der Cristasinneszellen zumeist etwa doppelt so lang als die Zellen, von denen sie entspringen. Sie liegen innerhalb der sog. Cupula, einer sehr zarten, nur mit Mühe unverändert darstellbaren am lebenden Objekt, beispielsweise bei durchsichtigen kleinen Fischlarven wegen ihrer geringen Lichtbrechung nicht sichtbaren Gallerte,

die bei bester Fixation bei den verschiedensten Wirbeltieren übereinstimmend eine parallel zur Oberfläche des Cristaepithels streichende feinste Schichtung aufweist, parallel zu ihrer Längsachse so viele (engste) Kanäle enthält, als Haare von der Oberfläche der Crista ausgehen. Die Zellhaare erstrecken sich ein Stück weit in diese Kanäle hinein, der distale Teil der Kanäle bleibt leer[1])[2]). Durch starke Gewalteinwirkung mechanischer Art kann die Cupulagallerte, die keine festen Einlagerungen enthält, und wohl die gleiche Dichte wie die dickflüssige Endolymphe besitzt, von der Oberfläche der Crista losgerissen werden. Dasselbe gilt auch für die die Statolithen enthaltende Membran der Maculae, wo dies auch experimentell durch entsprechend starke Zentrifugalkraft bewerkstelligt werden konnte, da die Gallerte hier der Verlagerung der relativ viel schwereren Statolithen folgt. Eine Gruppe von Autoren (Wittmaack, Studnička) läßt die Gallerten als „exoplasmatische Substanz" aus seitlichen, fein verzweigten Fortsätzen der

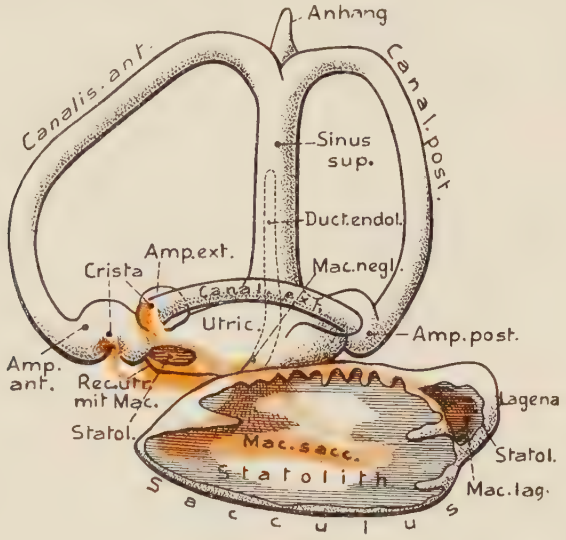


Abb. 165. Linkes häutiges Labyrinth von *Acipenser sturio* von der Lateralseite. (Nach Retzius, aus Bütschli.)

Sinneszellhaare hervorgehen, wobei natürlich die Annahme einer substantiellen Kontinuität mit diesen gemacht wurde. Die Nerven, welche vom Ganglion vestibulare durch die Rami ampullares kommend, an die Cristae herantreten, zeigen dasselbe Verhalten in ihren Beziehungen zum Epithel, wie die der Maculae.

[1]) Held: Untersuchungen über den feineren Bau des Ohrlabyrinths der Wirbeltiere. Zur Kenntnis des Cortischen Organs und der übrigen Sinnesapparate des Labyrinths bei Säugetieren. Abhandl. d. sächs. Ges. d. Wiss., Mathem.-phys. Kl. XXVIII. Untersuchungen über den feineren Bau des Ohrlabyrinths der Wirbeltiere. Zur Entwicklungsgeschichte des Cortischen Organs und der Macula acustica bei Säugetieren und Vögeln. Abhandl. d. sächs. Ges. d. Wiss., Mathem.-phys. Kl. XXXI, Nr. 5. Vgl. auch Die Entwicklung des Nervensystems. Leipzig: Barth 1908.

[2]) Kolmer: Das Verhalten der Neurofibrillen im Gehörorgan. Verhandl. d. Ges. d. Naturforsch. u. Ärzte 1905, S. 309. Über das Verhalten der Neurofibrillen an der Peripherie. Anat. Anz. Bd. 25. Beiträge zur Kenntnis des feineren Baues des Gehörorgans mit besonderer Berücksichtigung der Haustiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70, S. 695. Über das häutige Labyrinth des Delphins. Anat. Anz. Bd. 32, S. 295. Histologische Studien am Labyrinth mit besonderer Berücksichtigung des Menschen, der Affen und Halbaffen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 74, S. 159. Das Labyrinth der Insektivoren. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. 122.

Was die Haarzellen betrifft, so handelt es sich auch hier um sekundäre Sinneszellen, in denen sich nur mit großer Mühe vorläufig nur bei Nagern und Fröschen neurofibrilläre Strukturen nachweisen lassen.

Bei den Vögeln wird die Bildung der Crista durch das Auftreten von flügelförmigen Fortsätzen an ihrer Basis „Eminentia cruciata" kompliziert.

Außer den genannten Endstellen des Labyrinthes findet sich, wie bei Cyclostomen im Sacculus, bei den übrigen Wirbeltieren im Utriculus, eine in der Nähe der Macula utriculi befindliche Endstelle, von der Form einer Crista, die bei höheren Säugern nur sehr rudimentär entwickelt ist, an der Oberfläche eine kleine Cupula, aber kein Statolithen trägt. Diese Endstelle wird als *Macula neglecta* (Retzius) oder neuerdings *Crista neglecta* (*Crista quarta*) (Benjamins) bezeichnet und scheint bei den höheren Säugern die Rolle eines rudimentären Organes zu spielen.

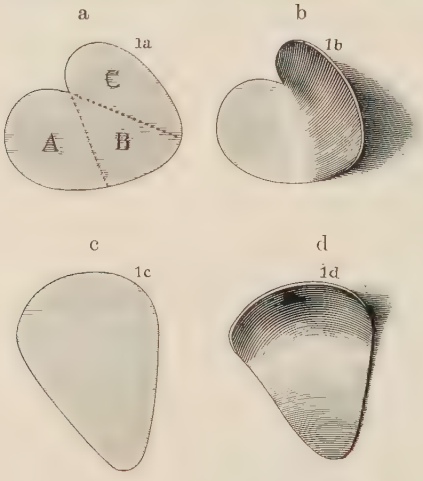


Abb. 166. Form und Wölbung der Macula utriculi bzw. sacculi von *Macacus rhesus*. (Rekonstruktion nach de Burlet und de Haas.) a und b Macula sacculi, rechts, von lateral; c und d Macula utriculi, rechts, von oben; a und c die Maculae der Fläche nach ausgebreitet; b und d die Macula in natürlicher Form.

Bei den meisten Wirbeltieren zeigt der Utriculus eine länglich schlauchförmige Form. Er wird an Größe bei Selachiern und Teleostiern vom Sacculus zumeist übertroffen, die Form des Sacculus ist sehr wechselnd, während bei den Amphibien beide Säckchen annähernd gleich groß sind. Die Lage der annähernd flach löffelförmig geformten Macula utriculi und der stärker gewölbten Macula sacculi ist zumeist eine derartige, daß sie annähernd miteinander einen rechten Winkel in bezug auf die Hauptebenen, die man durch sie legen kann, einschließen.

Die Lage der Maculae ist in genauer Weise in neuerer Zeit für Kaninchen, Meerschweinchen und auch Rhesusaffen mit Hilfe mühsamer Rekonstruktionen festgestellt worden [de Burlet und de Haas[1])]. Die Ebene der löffelförmigen Macula utriculi ist bei diesen Tieren annähernd parallel mit der Horizontalebene der Schädelbasis. Die Maculae beider Seiten bilden miteinander einen stumpfen Winkel von über 170°. Die Macula sacculi besteht aus einem Hauptteil und einem Nebenteil, der mit dem erstgenannten einen stumpfen Winkel einschließt. Die durch ersteren legbare Hauptebene steht auf der horizontalen und auf der der Utriculusmacula annähernd senkrecht, und bildet mit der Sagittalebene des Schädels einen Winkel von 54°. Die Ebenen der beiden oberen Bogengänge schließen miteinander einen Winkel von etwa 80° ein, die beiden hinteren Bogengänge einen solchen von ungefähr 100°; die Ebenen der beiden horizontalen Bogengänge, die annähernd in der Horizontalrichtung des Schädels verlaufen, stehen ähnlich wie beim Menschen in einem Winkel von 173°. Untersuchungen an verschiedenen Tieren haben ergeben, daß, wenn man den horizontalen Bogengang so stellt, daß seine Hauptebene in der Horizontale liegt, der Schädel des Tieres diejenige Stellung einnimmt, welche für die betreffende Tierart die normale Ruhestellung ist, unabhängig davon wie sonst das Labyrint hzum Schädel orientiert ist [Perez,

[1]) de Burlet, M. u. J. J. Coster: Zur Bestimmung des Standes der Bogengänge und der Maculae acusticae im Kaninchenschädel. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt. 1916. — de Burlet, M. u. de Haas: Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 68. 1923. — de Burlet, M.: Ebenda Bd. 71 (Macacus). — de Burlet, M. u. de Kleijn: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 163. 1916.

Lebedkin[1])]. Bei Vögeln fand ich die Maculae utriculi und sacculi etwa einen Winkel von 80° miteinander einschließend.

Ähnlich verhalten sich nach de Burlet und de Haas die Endstellen beim Meerschweinchen und beim Rhesusaffen, nach Cummins[2]) bei der Ratte.

Es dürfte aber im allgemeinen auch bei allen Wirbeltieren sich so verhalten, daß die Oberfläche der Macula utriculi annähernd in einer Ebene mit der Schädelbasis liegt, die Oberfläche der Macula sacculi zum Teil wenigstens parallel zur Sagittalebene des Schädels steht, so daß die Statolithen durch die Schwerkraft in der normalen Ruhelage des Schädels auf die Sinneshaare der Macula utriculi drücken, auf die der Macula sacculi wenigstens in einem Teile ihres Ausmaßes ziehend einwirken.[3])

Bei einer Anzahl von Fischen scheint die ursprüngliche Verbindung zwischen Utriculus und Sacculus vollständig zu obliteriren [Bierbaum[4])], so daß beide Bläschen dauernd getrennt sind.

Das Labyrinth der *Teleostier* ist bei manchen Formen zum größten Teil, bei anderen nur teilweise von Knochen umschlossen, während der Rest in das

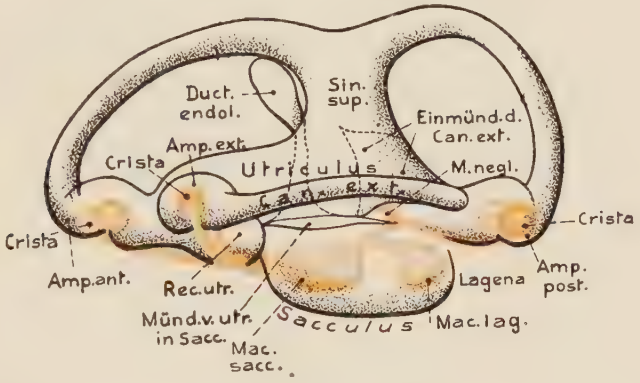


Abb. 167. Linkes Labyrinth von *Perca fluviatilis* von der Lateralseite. (Nach Retzius, aus Bütschli.)

meist aus blasigem Stützgewebe oder Fett bestehende Füllgewebe der Umgebung des Hirnes hineinreicht[5])[6]).

Auch bei den *Knochenfischen* findet sich im Sacculus, also in dem Teile, der auch als Pars inferior labyrinthi bezeichnet wird, eine Ausbuchtung mit einer eigenen Nervenendstelle, die Lagena mit der *Macula lagenae* und wir finden diese nach dem Typus der statischen Maculae ausgebildet. In jenem Teil des Labyrinths, der die Lagena mit dem Sacculus verbindet, entwickelt sich bei den

[1]) Lebedkin: Über die Lage des Canalis semicircularis lateralis bei Säugern. Anat. Anz. Bd. 58. 1924.

[2]) Cummins: The vestibular labyrinth of the albino nat. Journ. of comp. neurol. Bd. 38. 1925.

[3]) Quix: Journ. of Laryngol. 1925. S. 425 (daselbst Literaturangaben über den Menschen).

[4]) Bierbaum. Zeitschr. l. wiss. Zool. Bd. 111. S. 281.

[5]) Canestrini: Osservazioni sull' apparato auditivo di alcuni Pesci. Atti della soc. ven. trent. sc. nat. Bd. 9, S. 2. 1884.

[6]) Fischer: Über das Gehörorgan der Fischgattung Mormyrus. Dissert. Freiburg 1854.

Amphibien[1]), *Reptilien*[2])[3]), *Vögeln*[4]) *und Säugern*, die in ihrer Struktur ihrer Epithelzellen schon bei den niedrigst stehenden Formen von den anderen Endstellen abweichende Papilla basilaris. Diese besteht bei den Amphibien nur aus wenigen Zellelementen, besitzt bei den Reptilien, insbesondere den *Krokodiliern*, eine größere Ausdehnung, um bei den Vögeln[5]) und Säugern[6]) dann sich zum *Gehörorgan* auszubilden (s. dieses).

Bei den Fischen und Amphibien ist das Labyrinth mit seinen perilymphatischen Räumen teilweise in Knochen, teilweise in Knorpel eingebettet, bei Reptilien, Vögeln und Säugern fast durchaus im Knochen, doch gibt es stützende Teile speziell nahe den Nervenendstellen, die sich aus einem in der Konsistenz knorpelähnlichen Stützgewebe aufbauen.

Die *Macula lagenae* findet sich in vorzüglicher Ausbildung besonders bei den *Reptilien* und *Vögeln*, bei welch letzteren speziell die Statolithenschichte auf ihr mächtig ausgebildet ist. Unter den *Säugern* besitzen sie nur die *Monotremen*,

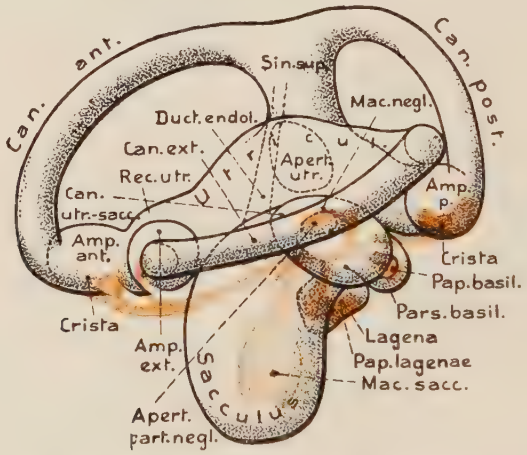


Abb. 168. Linkes häutiges Labyrinth von *Rana esculenta* in Lateralansicht. (Nach Retzius, aus Bütschli.)

während bei den übrigen nicht einmal eine deutliche vorübergehende embryonale Anlage derselben am Schneckenkanale mehr nachzuweisen ist.

[1]) Harrison, H. S.: On the perilymphatic spaces of the amphibian ear. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 19. 1902. The homology of the Lagena throughout Vertebrates. Anat. Anz. Bd. 23. 1903.

[2]) Hasse: Die vergleichende Morphologie und Histologie des häutigen Organs der Wirbeltiere. Leipzig 1873.

[3]) Beccari: La constitutione di nuclei terminali e le vie di connessione del acustico nella lacerta muralis. Arch. ital. di anat. e di embriol. Bd. 10.

[4]) Breuer: Studien über den Vestibularapparat. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Mathem.-naturw. Kl. CXII. Über das Gehörorgan der Vögel. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. 1906· vgl. auch Über die Funktion der Otolithenapparate. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 48, S. 66.

[5]) Satoh: Der histologische Bau der Vogelschnecke und ihre Schädigung durch akustische Reize und durch Detonation. Basel: Benno Schwabe 1917.

[6]) Denker: Zur vergleichenden Anatomie des Gehörorganes der Säugetiere. Monographie Vert. Bd. IX, S. 297. Leipzig 1899. Die Membrana basilaris im Papageienohr usw. Festschrift für Rosenthal. S. 275. Leipzig. Das Gehörorgan und die Sprechwerkzeuge der Papageien. Wiesbaden: Bergmann 1906. Zur Anatomie des Gehörorganes der Cetacea. Anat. Hefte 19, S. 425.

Die Endolymphe wird bei niederen Vertebraten wahrscheinlich von der ganzen Epithelauskleidung, bei Reptilien und Vögeln insbesondere von einem besonders gefäßreichen mit eigenartigen grobgranulierten Epithelien überzogenem, gefalteten Gewebe, dem Tegmentum vasculosum, das bis in die Säckchen hineinreicht, abgesondert, sie ist konsistenter als die Perilymphe. Ihre Viscosität wurde von G. Rossi bestimmt.

Die *Bogengänge* bestehen wie das übrige Labyrinth der Wirbeltiere aus einer homogenen durchsichtigen und elastischen, bei niederen Wirbeltieren zellreichen Grundsubstanz, die im Innern mit einem flachen indifferenten Epithel ausgekleidet

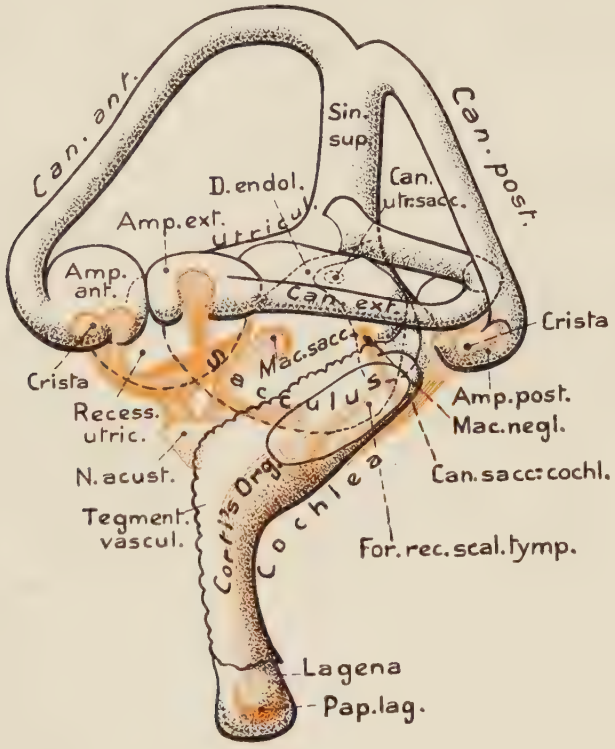


Abb. 169. Linkes Labyrinth von *Alligator mississippiensis*. (Nach Retzius, aus Bütschli.)

ist. Sie sind im allgemeinen auf dem Querschnitt rundlich oder schwach oval, bei manchen Wirbeltieren erscheint das Epithel am äußeren Rande leistenförmig verdickt, was als sog. Raphe bezeichnet wird. Jeder Bogengang trägt eine annähernd kugelige Erweiterung an der einen Seite, mit der er aus dem Utriculus entspringt, die Ampulle. In diese ragt die Crista, auf die Längsrichtung des Bogenganges querstehend, hinein. Die Dimensionen der Bogengänge variieren außerordentlich ganz unabhängig von der Größe der Tiere[1]). Auch unabhängig von der größeren oder geringeren Entwicklung des akustischen Labyrinths. Relativ und absolut große Bogengänge besitzen die Teleostier, noch größere die

[1]) Wulf: Über die Dimensionen der Bogengänge bei den Wirbeltieren. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt. 1901, S. 57.

Selachier. Unter ersteren die größten anscheinend der Mondfisch (*Orthagoriscus*), unter letzteren *Somniosus microcephalus*, dann *Selache maxima*. Auch die Bogengänge der Vögel können sehr große Dimensionen erreichen, insbesondere die der Raubvögel (*Falco buteo*)[1]). Auffallendkleine Bogengänge besitzen die Fledermäuse (neben einer großen Schnecke) und die Waltiere. Unter den Reptilien haben die Seeschildkröten die größten Bogengänge (*Thalassochelys*). Das ganze Labyrinth ist bei den Wirbeltieren entweder zur Gänze oder teilweise von Knorpel und Knochen umschlossen. Doch ist es mit diesen festen Teilen nur stellenweise direkt durch Bindegewebe verbunden, im allgemeinen sind zwischen der Oberfläche des häutigen Labyrinths und den knöchernen bzw. knorpeligen Labyrinthhüllen Hohlräume, die perilymphatischen Räume ausgespart, die nur den Cyclostomen fehlen. Diese Räume sind aber bei manchen von zahlreichen Bindegewebssträngen durchzogen, so daß man bei diesen ein Strömen von Flüssigkeit in ihnen sich kaum vorstellen kann. Dort wo die Nerven zu den Endstellen zutreten, ist das häutige Labyrinth an seine Umhüllung fixiert. Zwischen Pars superior und inferior finden sich bei Säugern im Perilymphraume bindegewebige Septen.

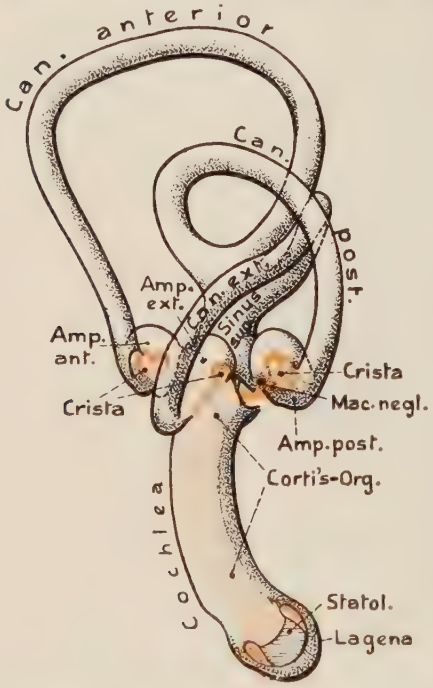


Abb. 170. Linkes Labyrinth von *Columba domestica* von der Lateralseite. (Nach Retzius, aus Bütschli.)

Der vordere und der vertikale Bogengang münden in den Utriculus mit einem gemeinsamen Schenkel, dagegen am Ampullenende mit einem kurzen, etwas weiteren Kanal ein. Der horizontale mündet beiderseits frei. Die 3 Bogengänge stehen zueinander in annähernd rechtem Winkel, doch zeigen sie besonders bei den Vögeln aber auch bei manchen Fischen Krümmungen, so daß sie nicht durchaus in einer Ebene gelegen zu sein scheinen wie bei den Selachiern und manchen Amphibien. Die sich kreuzenden Bogengänge mancher Vögel haben stellenweise gemeinsame perilymphatische Räume.

Der *Ductus endolymphaticus* stellt, bei den höheren Wirbeltieren im allgemeinen einen engen, ziemlich langen Kanal dar. Dieser Kanal endigt schließlich in einer bläschenförmigen Erweiterung, dem Saccus endolymphaticus, der im Innern der Schädelhöhle unterhalb der Dura gelegen ist und somit eine Kommunikation des Labyrinthinnern mit dem Schädelinnern, d. h. den Subduralräumen, darstellt. Niedere Wirbeltiere haben am Ductus stellenweise eigenartiges hohes Epithel. Der Saccus endolymphaticus zeigt entweder eine glatte Oberfläche oder ist mit kleinen zottenförmigen Erhebungen, besonders bei jugendlichen Individuen, versehen. Gegen den als akustisch angesehenen Teil des Labyrinths, der die Papilla basilaris mit der Membrana tectoria enthält, ist das statische Labyrinth bei Vögeln und noch ausgesprochener bei Säugern durch die

[1]) Gray: Anatomical structure and relationship of the Labyrinth in the reptile bird et mammal. Proc. of the roy. soc. 1908.

Enge des Ductus reuniens praktisch fast vollkommen abgeschlossen, während bei niederen Wirbeltieren diese Verbindung weiter offen ist.

Bei den Amphibien (Frösche, Salamander) bei einigen Reptilien (Ascalaboten) finden sich *die sog. Kalksäckchen.* Diese stellen den vergrößerten Ductus und Saccus endolymphaticus dar, der speziell bei den Fröschen sich nach innen in die Schädelhöhle erstreckt, und eine Fortsetzung längs des Rückenmarks in den Wirbelkanal hinein entwickelt, wobei entsprechend jeder Spinalwurzel eine Ausbuchtung ausgebildet wird. Alle diese Räume sind mit Kalkkrystallen nach Art der Statolithen des betreffenden Tieres ausgefüllt, Sinnesepithel oder Nerven sind in ihnen nicht gefunden worden. Schon beim *Dipnöer Protopterus* finden sich derartige Einrichtungen, deren Bedeutung nicht feststeht.

Bei manchen Knochenfischen vereinigen sich die beiderseitigen Ductus endolymphatici zu einem medianen Gang, der sich blasenförmig erweitert, welche Blase

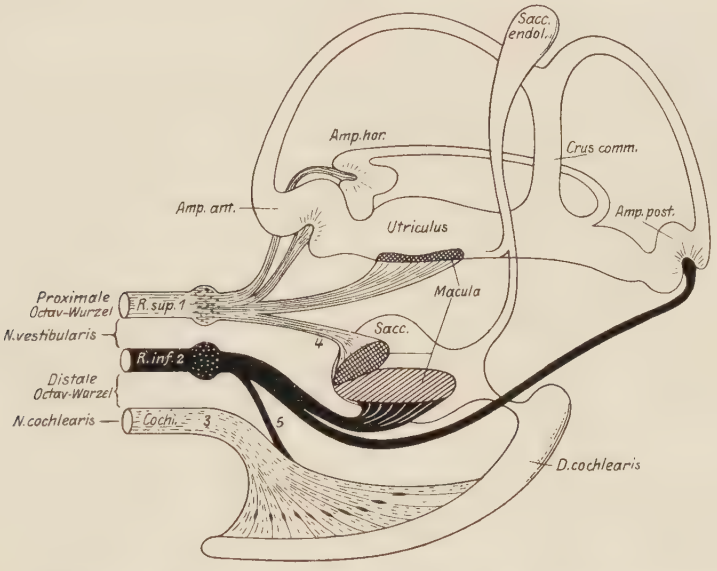


Abb. 171. Schema der Innervation der Sinnesendstellen des Säugetierlabyrinths. (Nach DE BURLET.)

dann durch den teils knöchernen, teils bindegewebigen von Wirbelteilen abgeleiteten WEBERschen Apparat mit der Schwimmblase verbunden, Beziehungen zu dieser zeigt.

Die perilymphatischen Räume der höheren Wirbeltiere kommunizieren mit denen des Schädelinnern durch 2 im Knochen oder Knorpel ausgesparte Kanäle, den Aquaeductus vestibuli und den Aquaeductus cochleae. Es ist für die einzelnen Tierarten die Durchgängigkeit dieser Kanäle nicht in gleicher Weise festgestellt. Indem in ihnen beim Erwachsenen Fortsetzungen von Dura und Arachnoidea sowie Gefäße verlaufen können. Sie werden als abführende Lymphwege des sonst der Lymphgefäße entbehrenden Labyrinthes aufgefaßt.

Die Innervation des Labyrinths erfolgt durch den 8. Hirnnerven, den Nervus acusticus, welcher in enger Gemeinschaft eine Strecke weit mit dem Facialis verläuft und bei niederen Wirbeltieren praktisch kaum von diesem isolierbar ist, oft auch sehr nahe mit der Trigeminusgruppe verläuft.

Bei allen Wirbeltieren bildet der Acusticus ein Ganglion, welches sich in nächster Verbindung mit dem Labyrinthepithel ausbildet und bei denjenigen

Formen, welche eine Trennung in ein akustisches und statisches Labyrinth erkennen lassen, sich ebenfalls entsprechend diesen Abteilungen in ein Ganglion vestibulare und Ganglion cochleare unterteilt. Die eigenartige Verteilung der Nervenendäste zeigt Abb. 171. Bei einzelnen Vögeln kommt es noch zu einer weiteren Unterteilung, indem ein besonderes Ganglion zu einer Ampulle sich entwickelt (Ramony Cajal). Die Ganglienzellen sind bipolar, darunter sollen bei den Säugern vereinzelte multipolare vorkommen. Der eine Ast verbindet sich mit den Nervenendstellen, der andere bildet die zentrale Verbindung und endigt in den Kernen der Oblongata. Beide sind markhaltig, eine Aufteilung der Nervenfasern erfolgt erst in unmittelbarer Nähe ihrer Endigungsstätte. Bei den niederen Wirbeltieren und auch noch bei den Vögeln tritt der eigentümliche Zustand ein, daß auch die Ganglienzellen mit einer zarten Fortsetzung der Markscheide umgeben sind, eine Erscheinung, die sonst im Nerven-

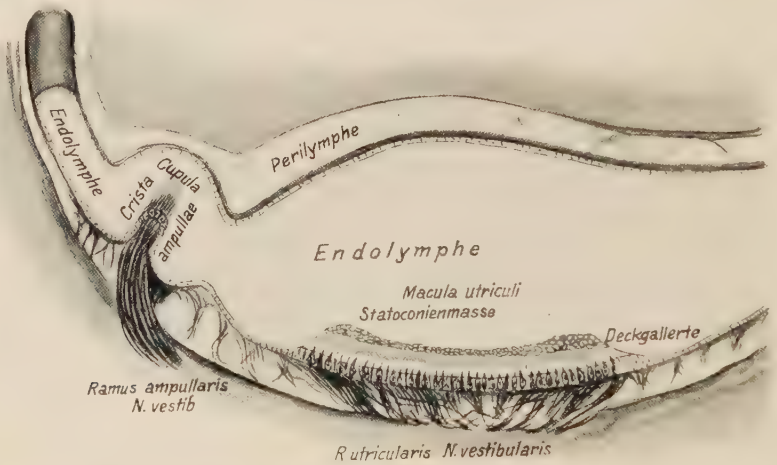


Abb. 172. Schematische Darstellung eines Schnittes durch die Macula utriculi und die Ampulle eines vertikalen Bogenganges des Menschen nach eigenen Präparaten.

system nicht vorkommt. Beziehungen dieser Ganglien zu sympathischen Fasern, die mit den Blutgefäßen herantreten, wurden beschrieben.

Zu den statischen Organen ist ferner das von Vitali[1])[2]) entdeckte Bläschen im Mittelohr der gut fliegenden Vögel zu rechnen, welches Ruffini als *Paratympanalorgan* bezeichnet hat. Es liegt in der proximalen Wand der Trommelhöhle unmittelbar unter der Schleimhaut. Es handelt sich um ein aus der placodenförmigen Verdickung der ersten Kiemenspalte hervorgehendes Bläschen, dessen Inneres von einem nach Art einer Crista ausgebildeten Epithel an *einer Stelle überzogen ist, während sonst niedrigere Epithelien* seine Begrenzung bilden. Dieses Bläschen bekommt seine nervöse Versorgung von einem Aste des Facialis, der vom Ganglion geniculi abgeht. Diese Nerven dürften die Epithelzellen dieses Bläschens in ganz ähnlicher Weise umfassen, wie es für die Sinneszellen der Cristae geschildert wurde, ja deren Neurofibrillen sollen sich im Innern dieser

[1]) Vitali: Di un nuovo organo nervoso di senso nell orecchio medio degli ucelli, ulteriore destino dell' organo della prima fessura branchiale. Atti soc. ital. progr. sc. Bd. 7. Siena 1913. Sui fenomeni e onsecutivi alla destruzione dell' organo nervoso di senso de me descritto nell' orecchio medio degli ucelli. Ebenda S. 925. Di un nuovo organo nervoso di senso nell' orecchio medio degli ucelli. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 30, S. 363.

[2]) Benjamins: Anat. Anz. 60. 1925.

Zellen bis in die Nähe des Kernes fortsetzen. Im Innern des Bläschens findet sich eine mucinhaltige, von den Zellen abgesonderte Masse. Nach Vitalis Untersuchungen soll dieses Organ um so vollständiger ausgebildet sein, je vollkommenerer das Flugvermögen eines Tieres ist. Er findet es deshalb besonders gut ausgebildet bei *Taube, Schwalbe und Falken*, in geringerem Maße, kleiner und weniger differenziert bei schlechteren Fliegern, bei Eulen soll es in den spätesten Embryonalstadien wieder verschwinden. Aber auch die geschickten Flieger unter den *Fledermäusen*, wie *Rhinolophus* und *Vesperugo pipistrellus*, besitzen ein derartiges, äußerst kleines Bläschen, während es den anderen bisher untersuchten Fledermäusen fehlt. Die Verbindung mit dem Zentrum ist die gleiche. Isolierte Zerstörung dieses Organes bei Tauben soll das Flugvermögen durch Schädigung der Innervation der vorderen Extremität herabsetzen, ja vollkommen vernichten können. In den übrigen Wirbeltierklassen hat Vitali nichts Homologes gefunden.

Organe mit zweifelhafter statisch-dynamischer Funktion bei Wirbeltieren.

Hier müssen wir auch gewisse Einrichtungen erörtern, deren Deutung keine feststehende ist und große Schwierigkeiten macht. Vor allem der sog. Saccus vasculosus an der Hypophyse der Selachier und Teleostier. Es handelt sich um eine Ausbuchtung des nervösen Hypophysensäckchens, dessen Wandung mehr oder minder stark gefaltet ist. Diese Wandungen stehen mit einem reichlichen Netz von Blutgefäßen in engsten Beziehungen. Die Epithelzellen, welche den mit Flüssigkeit gefüllten Hohlraum hinter der Neurohypophyse auskleiden, unterscheiden sich von allen übrigen Epithelien im Körper dadurch, daß sie eine Anzahl von Zellhaaren tragen, deren jedes am Ende einen kleinen Knopf besitzt und werden deshalb auch als Krönchenzellen von Boeke[1]) und Dammermann[2]), die sich eingehend damit befassen, bezeichnet. Jede dieser Zellen, die primäre Sinneszellen sind, entsenden an der Basis eine zur Außenseite des Saccus vasculosus hinziehende Nervenfaser und diese Achsenzylinder bilden einen bei größeren Teleostiern und besonders Selachiern ansehnlichen marklosen Nerven, welcher in die Hirnbasis eintritt, und dort in seinem Laufe (Überkreuzung) weiter verfolgt wurde, den Nervus infundibularis.

Der eigentümliche Umstand, daß die besprochene Einrichtung des *Saccus vasculosus* nur bei solchen Formen von Teleostiern und Plagiostomen gut entwickelt sind, welche Gelegenheit haben, ihre Lage gegenüber der Oberfläche der Gewässer stark zu verändern, bei anderen, die aber nur oberflächlich vorkommen oder nur Grundfische sind, sehr schwach oder gar nicht entwickelt ist, wird von Dammermann dahin gedeutet, daß es sich um ein Organ handle, daß den Fisch über seine Lage zur Wasseroberfläche unterrichtet, und es somit sich um ein Tiefenorgan handelt. Es sei daran erinnert, daß auch bei *Amphioxus* in einer an der Basis des Hirnbläschens gelegenen, möglicherweise der Hypophysenausstülpung oder dem Saccus vasculosus homologen Stelle eine Vertiefung, das sog. Infundibularorgan, nachgewiesen wurde, dessen Elemente nach den Untersuchungen von Boeke als Sinneszellen gedeutet werden müssen, da sie sich wie die Zellen des Saccus vasculosus basal in Nervenfasern fortsetzen und an ihrer freien Oberfläche 2 von einem Blepharoblasten mit Innenfaden entspringende Geißeln tragen, welcher Innenfaden nach Boeke in das außerdem in ihrem Protoplasma befindliche Neurofibrillengitter und mit diesem in den Achsenzylinder übergeht.

Vielleicht gehört zu den statischen Organen auch eine Summe von Einrichtungen im Zentralkanal der Wirbeltiere, welche in ihren Einzelheiten von

[1]) Boeke: Anat. Anz. 1910.

[2]) Dammermann: Saccus vasculosus ein Tiefenorgan der Fische. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 96.

verschiedenen Autoren (Reissner, Sargent, Dendy, Bauer-Jokl, Tretjakoff, Kolmer[1]), Agduhr[2]) studiert wurde und von Kolmer als *Sagittalorgan* bezeichnet wurde. Wir finden genau in der Sagittalebene des Körpers frei ausgespannt im Innern des Zentralkanals des Rückenmarks einen je nach der Tierart $^1/_5\ \mu$ (kleine Fische) bis zu 10 μ (große Ungulaten) dick werdenden Faden ausgespannt. Die vordere Insertion dieses Fadens findet sich an der Commissura posterior des Mittelhirndaches. Wir sehen hier den Faden, wie er sich in eine Anzahl feinster Fäden aufsplittert und diese treten in eine schwer genau kenntliche Beziehung zu den hier gelegenen schmalen, mit je einer einzelnen Zentralgeißel versehenen Zellen in jener meist in Rinnenform streng median angeordneten Partie des Ependyms, welche hier von Dendy als *subcommissurales Organ* beschrieben wurde. Wahrscheinlich entspringt der Faden hier als eine Art Ausscheidung analog dem Modus der Abscheidung der Gallerten der Cristae und Macula in dem Labyrinth. Der Faden, der eine ziemlich feste Konsistenz zu besitzen scheint, dagegen aber postmortal sich sehr rasch verändert, reicht bis an das Ende des Zentralkanals im Rückenmark, wo er bei den einzelnen Wirbeltierordnungen in recht verschiedener Weise bald keulenförmig verdickt, bald aufgeknäult im Ventriculus terminalis sein Ende findet. In der Auskleidung des Zentralkanals wurden von Kolmer, Tretjakoff und neuerdings sehr eingehend von Agduhr Zellen vom Typus von Sinneszellen nachgewiesen, welche mit einem kleinen Fortsatz in den Zentralkanal hinreichen und unter Umständen den Reissnerschen *Faden* berühren können. Diese Zellen enthalten Neurofibrillen, dürfen also als nervöse Zellen aufgefaßt werden. Es läßt sich vermuten, daß bei starken Biegungen der Wirbelsäule diese Sinneszellen durch das Anliegen des Reissnerschen Fadens gereizt werden (Dendy). Von Kolmer wurde hervorgehoben, daß gleichzeitig das subcommissurale Organ der Faden und die Ependymsinneszellen bei solchen Tieren fehlen, bei denen entweder der Zentralkanal obliteriert, oder beim erwachsenen Tier kein Reissnerscher Faden gefunden wird. Agduhr deutet seine Befunde eher im Sinne einer Reizung der genannten Sinneszellen durch Flüssigkeitsdruck im Zentralkanal. Alle experimentellen Versuche, diese Einrichtung durch Ausschaltung des Reissnerschen Fadens zu prüfen, haben sich bisher wegen der fast unvermeidlichen Mitverletzungen wichtigster nahegelegener Hirnteile als nicht einwandfrei erwiesen.

Auch die *Schwimmblase der Fische* darf, soweit eine nervöse, nicht bloß sekretorische Versorgung ihrer Wandungen in Betracht kommt, ebenfalls bei der Betrachtung statischer Apparate der Wirbeltiere angeführt werden. Denn es ist durchaus möglich, daß auch von ihr aus den sie besitzenden *Teleostiern* Sinnesempfindungen vermittelt werden, die sie über ihre Lage im Wasser und über ein Steigen und Fallen bis zu einem gewissen Grade unterrichten. Der Umstand, daß wir seit den Untersuchungen von Weber, Ridewood[3]) und durch die neueren von Tracy[4]) wissen, daß zwischen der Schwimmblase mancher Formen und dem Labyrinth resp. den perilymphatischen Räumen mancher Teleostier eine komplizierte mechanische Beziehung besteht, spricht auch dafür, daß wir künftig solchen physiologischen Beziehungen unsere besondere Aufmerksamkeit schenken müssen.

[1]) Kolmer: Das Sagittalorgan der Wirbeltiere. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 60. 1921.

[2]) Agduhr: Zentrale Sinnesorgane. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1923.

[3]) Ridewood: Journ. of anat. a. phys. Bd. 26.

[4]) Tracy: Journ. of comp. neurol. Bd. 31, S. 219.

Die Funktion der statischen Organe bei wirbellosen Tieren.

Von

W. v. Buddenbrock

Kiel.

Mit 5 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Mangold, E.: Gehörsinn und statischer Sinn. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. Bd. IV. G. Fischer. — Kühn, A.: Die Orientierung der Tiere im Raum. G. Fischer 1919. — Buddenbrock, W. v.: Grundriß der vergl. Physiologie. Gebr. Bornträger 1924.

Wichtigere Einzelarbeiten. Bauer, V.: Über die anscheinend nervöse Regulierung der Flimmerbewegung bei den Rippenquallen. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 10. 1909. — Baunacke, W.: Statische Sinnesorgane bei den Nepiden. Zool. Jahrb., Abt. f. Zool. u. Physiol. Bd. 34. 1912. — Bethe, A.: Das Zentralnervensystem von Carcinus maenas. I., II., III. Mitteilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 50 u. 51. 1897 u. 1898. — Buddenbrock, W. v.: Über die Funktion der Statocysten im Sand grabender Meerestiere. I. Mitteilung. Biol. Zentralbl. Bd. 32. 1912. — II. Mitteilung Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. Bd. 33. 1912. — Buddenbrock, W. v.: Über die Orientierung der Krebse im Raum. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. Bd. 34. 1913. — Buddenbrock, W. v.: Die Statocyste von Pecten. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. Bd. 35. 1914. — Delage, Y.: Sur une fonction nouvelle des otocystes comme organes d'orientation locomotrice. Arch. de zool. exp. de gén. Bd. 5. 1887. — Fränkel, G.: Der statische Sinn der Medusen. Zeitschr. f. vergl. Physiol. Bd. 2, H. 6. 1925. — Kreidl, A.: Weitere Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinths. II. Versuche an Krebsen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien Bd. 102. 1892. — Kühn, A.: Versuche über die reflektorische Erhaltung des Gleichgewichts bei Krebsen. Verhandl. d. dtsch. zool. Ges. 1914. — Verworn, M.: Gleichgewicht und Otholithenorgan. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 50. 1891.

Die statischen Organe der wirbellosen Tiere sind ihrem Wesen nach mechanische Sinnesorgane. Das Charakteristische ihrer Funktion beruht darauf, daß der Sinnesreiz, je nach der Richtung, welcher der Organismus zur Schwerkraft einnimmt, quantitativ oder auch qualitativ verschieden ausfällt. Hierdurch gewinnt das Tier die Möglichkeit, seine Lage zur Schwerkraft zu regulieren.

Statische Sinnesorgane finden sich vorwiegend bei solchen Tieren, die frei beweglich in ihrem Medium leben: also schwimmen, fliegen oder im Sande des Meeres leben. Bei solchen Tieren dagegen, die auf festem Boden leben oder, wie die Schmetterlingsraupen, auf dem Geäst ihrer Nährpflanze, sind statische Sinnesorgane meist nicht entwickelt, oder sie haben, wie etwa bei den landlebenden Schnecken, eine andere Funktion als die der frei beweglichen.

Die Reflexe, die von den statischen Sinnesorganen der Wirbellosen ausgehen, lassen sich in zwei Kategorien einteilen: *kompensatorische Stellreflexe* und *tonische Reflexe*. Die ersten sind bedeutend weiter verbreitet, ihre Eigenart besteht in folgendem: Jedes sich in seinem Medium frei bewegende Tier besitzt eine bestimmte Normallage, schwimmt also beispielsweise mit dem Bauche nach

unten. Hierbei berühren die Statolithen, die ihrer Schwere wegen in der Sinnesblase stets nach unten sinken, einen bestimmten Punkt der Blasenwand, den Normalpunkt. Sobald das Tier durch irgendeinen Eingriff aus dieser Lage in eine andere versetzt wird, ändert sich dies. Die Statolithen berühren jetzt einen anderen Punkt der Blasenwand, und es wird durch diesen Berührungsreiz eine reflektorische Bewegung ausgelöst, welche das Tier durch Vermittlung seiner jeweiligen Ruderorgane in die Normallage zurückführt (s. Abb. 173).

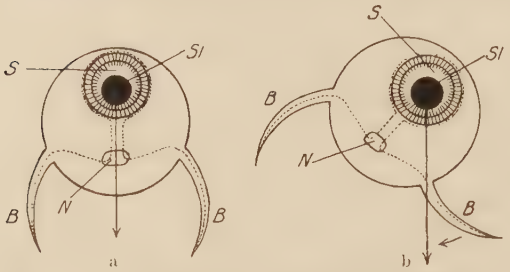


Abb. 173. Schema eines Tieres mit einer Statocyste *a* in Normallage (nach Kühn), *b* bei Rechtsneigung. *S* = Statocyste, *Sl* = Statolith, *N* = Zentralnervensystem, *B* = Bewegungsorgane. Die geraden Pfeile bezeichnen die Richtung der Schwerkraft.

Im Gegensatz hierzu fehlt bei den *tonischen Reflexen* eine derartige Wiederherstellung der Normallage. Der Statoapparat behält die betreffende Schiefstellung unverändert bei. Das Wesentliche ist hier, daß gewisse Muskeln des Rumpfes oder der Extremitäten je nach der Stellung, welche die Statocysten im Raume einnehmen, ihre tonische Verkürzung ändern (s. S. 795).

Die kompensatorischen Stellreflexe können je nach dem Bauplan des Tieres zu sehr verschiedenen Bewegungen Anlaß geben, was man sich aus dem folgenden Schema leicht vergegenwärtigen kann, das eine Statocyste in ihrer Normallage darstellt. Bewegt sich das Tier in Richtung *1*, so garantiert ihm der Statoapparat entweder eine erdwärts gerichtete, also positiv geotaktische Bewegung, oder aber es tritt der entgegengesetzte Fall der negativen Geotaxis ein. Wenn endlich das Tier sich im Sinne 2 bewegt, so wirkt die Statocyste als Gleichgewichtsorgan, indem sie entweder den Vorder- gegen den Hinterleib oder die linke gegen die rechte Seite so kompensiert, daß die Normallage beim Schwimmen oder Fliegen sich erhält.

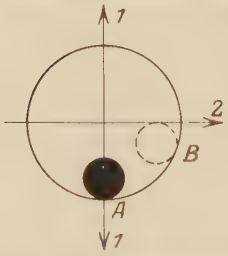


Abb. 174. Schema einer Statocyste. Näheres im Text.

Geotaktische Bewegungen, die erwiesenermaßen von Statocysten abhängen, sind erst wenig untersucht worden. Wir finden sie bei manchen marinen Borstenwürmern, wie *Arenicola*, ein Tier, das im Meeressande lebt und sich sofort senkrecht in denselben einbohrt, wenn man es auf die Oberfläche des Sandes legt. Durchschneidung beider Nervi statici hebt diesen Reflex auf, während er nach einseitiger Operation unverändert fortbesteht (v. Buddenbrock). Vollkommen analog in ihren Bewegungen verhält sich die zu den Stachelhäutern gehörige fußlose Seewalze *Synapta*; das Ausschaltungsexperiment ist hier aus technischen Gründen kaum ausführbar. Sehr aus dem Rahmen des Gewohnten fällt der einzige Fall von negativer Geotaxis, den man bisher bei den Insekten kennt. Der zu den Wanzen gehörige Wasserskorpion *Nepa cinerea* wird unter gewissen Lebensbedingungen — Atemnot — negativ geotaktisch und findet derart zur Wasseroberfläche (Baunacke). Das Sinnesorgan, das nach einem völlig anderen Prinzip gebaut ist als die anderen Statocysten, leitet sich anatomisch vom Tracheensystem ab. Am einfachsten ist es bei der Larve. An den an den Seiten der Bauchfläche des Abdomens gelegenen Atemrinnen befinden sich jederseits vier Sinnesgruben als Aussackungen dieser Rinnen. Sie sind gegen das Wasser durch Sinnesborsten und Deckborsten abgegrenzt. Wenn das Tier mit dem Kopfe

nach oben steht, füllt sich das vorderste Grubenpaar infolge des Luftauftriebs mit Luft, die aus der Atemrinne und den tiefergelegenen Sinnesgruben entweicht. Dementsprechend werden die Sinnesborsten in dieser obersten Grube nach außen abgebogen, in der untersten Grube, die nur wenig Luft enthält, nach innen. Diese Veränderung in der Stellung der Sinnesborsten gibt vermutlich den eigentlichen statischen Reiz ab, der das Tier darüber unterrichtet, welche Lage es im Raume einnimmt. Baunacke wies den negativen Geotropismus der Nepiden auf einer Unterwasserschaukel nach: Normale Tiere laufen nach oben und kehren um, sobald man die Schaukel wendet. Operierte lassen diesen Reflex vermissen.

Gleichgewichtsorgane finden sich unter den Wirbellosen nachgewiesenermaßen bei Quallen, Rippenquallen, Mollusken und Krebsen. Die *Acalephen* oder Quallen besitzen als statische Sinnesorgane 8 sog. Randkörper. Dieselben bestehen aus einem kurzen, nur an einem Ende festgewachsenen Kolben, dessen anderes Ende eine Ansammlung schwerer Krystalle (Statolithen) trägt. Wenn der Kolben durch die Eigenbewegungen des Tieres oder die des Wassers in Schwingungen gerät, schlägt er gegen die ihn umgebenden Sinneshaare, die den Reiz auf das Nervensystem übertragen. Dieser Reiz ruft die rhythmischen Schwimmbewegungen der Qualle hervor. Schneidet man alle 8 Randkörper ab, so hören diese Bewegungen auf. Daß die Randkörper neben dieser wichtigen Aufgabe, das Tier zu erregen, noch eine statische Funktion erfüllen, ist erst in allerletzter Zeit nachgewiesen worden. Fränkel zeigte, daß bei der Qualle *Cotylorhiza* Schieflage aktive Kompensationsbewegungen auslöst, die das Tier sofort in die Normallage mit senkrecht stehender Hauptachse zurückführen. Diese charakteristische Reaktion hört nach Ausschneiden der Randkörper auf.

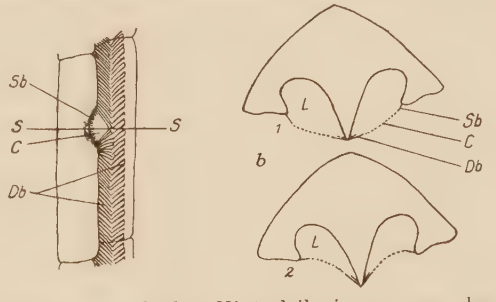


Abb. 175. Links Hinterleibssinnesorgan der Wasserwanze, Ranatra linearis; rechts Querschnitt durch dasselbe Organ in der Linie *S—S*. *1* die Luft in der Atemrinne ist vorgewölbt, *2* die Luft in der Atemrinne ist eingezogen. (Aus Mangold nach Baunacke.) *Sb* = Sinnesborsten, *Db* = Deckborsten, *L* = Luft in den Atemrinnen, *C* = Kontaktfläche zwischen Wasser und Luft.

Die meisten übrigen Quallen und auch die Hydromedusen besitzen keine derartige physiologische Normallage. Inwiefern auch bei ihnen die Randkörper neben der Erregungsfunktion als Gleichgewichtsorgane anzusprechen sind, ist noch unsicher. Für die normalerweise horizontal schwimmende *Rhizostoma* gibt Fränkel Aufrichtung in die Vertikale als Folge bestimmter Reize an. Die Rippenquallen bilden insofern einen Sonderfall, als hier nur ein einziges Sinnesorgan vorhanden ist; seine Physiologie wurde vornehmlich von Verworn und Bauer untersucht. Der monaxone Körper steht normalerweise senkrecht im Wasser, bewegt durch den gleichmäßigen Schlag der 8 Reihen Ruderplättchen, die alle zum Sinnespole hinschlagen. Legt man das Tier auf die Seite, so wird unter dem Einfluß des Sinnesapparates der Schlag der alsdann oberen und unteren Ruderplättchen ungleich, und es resultiert ein sofortiges Sichwiederaufrichten der Rippenqualle. Zerstörung des Sinnespoles hat eine völlige Unordnung in den Bewegungen zur Folge. Dieses Bild entspricht also durchaus dem oben entworfenen Schema eines kompensatorischen Stellreflexes. Es kompliziert sich aber dadurch, daß die Rippenquallen zwei verschiedene Gleichgewichtslagen haben, die eine, die Ruhelage, mit dem Sinnespol nach unten, die andere, die Erregungslage, mit demselben nach oben. Hieraus folgt, daß

bei gegebener Schieflage das Tier sich verschieden verhalten muß, je nach dem Erregungszustande, in welchem es sich befindet (V. Bauer). Es ist nicht völlig aufgeklärt, worauf diese Umstellung beruht. Ferner ist zu erwähnen, daß die Tiere imstande sind, den Sinnesapparat gelegentlich außer Funktion zu setzen und in beliebiger Richtung unter Wegfall des Aufrichtereflexes zu schwimmen. Auch hierüber ist etwas Näheres nicht bekannt.

Bei den paarigen Gleichgewichtsorganen der Mollusken und Krebse lassen sich zwei Typen unterscheiden. Im einfacheren Falle ist zur Erhaltung des Gleichgewichts ein Zusammenarbeiten beider Statocysten nötig (Heteropoden, Tintenfische, Decapoda reptantia, nach Untersuchungen von Kühn, Tschachotin, Uexküll u. a.). Es ist dies so zu verstehen, daß in jeder beliebigen Raumlage die beiden Statocysten gegeneinander arbeiten, die eine sucht das Tier links herum zu drehen, die andere rechts herum. In der normalen Gleichgewichtslage heben sich diese beiden Kräfte auf. Bei Schieflage erweist sich dagegen die jeweils tiefer liegende Statocyste als die stärkere und bewirkt eine Wiederaufrichtung des Tieres.

Komplizierter liegen die Dinge bei den *Mysideen* und den *Decapoda natantia* (Delage, Beer, Bauer, v. Buddenbrock). Hier ist jede Statocyste für sich allein fähig, das Tier im Gleichgewicht zu erhalten. Entfernung nur einer Statocyste hat daher *keine* erkennbare Wirkung, während sie in den früher besprochenen Fällen zu einer andauernden Rollbewegung um die Längsachse in stets gleichem Sinne führt. Exstirpation beider Statocysten hat in jedem Falle eine vollständige Desorientierung zur Folge, die sich in wechselnden Rotationen um die verschiedensten Körperachsen auslebt. Um diesen Effekt sichtbar zu machen, muß man freilich zunächst einen anderen Faktor ausschließen, der die Gleichgewichtserhaltung mitbedingt, nämlich die Augen. Viele der genannten Krebse orientieren sich nämlich auch mit Hilfe des sog. *Lichtrückenreflexes* derart, daß sie den von oben einfallenden Lichtstrahlen stets den Rücken zuwenden. Nach Ausschaltung der beiden Statocysten bleibt dieser optische Reflex in Geltung, und das Tier schwimmt weiterhin normal. Beleuchtet man dagegen den Krebs von unten, so erhält man ein Drehmoment: Die Statocysten suchen das Tier so zu drehen, daß es mit dem Rücken nach oben schwimmt, die Augen streben die umgekehrte Lage an. Beim normalen und beim einseitig entstateten überwiegt die Statocystenwirkung. Nach Entfernung beider Statocysten wird der Lichtrückenreflex entfesselt, und das Tier schwimmt mit dem Bauch nach oben (v. Buddenbrock).

Derartige Ausschaltungsexperimente sind indessen nicht der einzige Weg, der zu einem Verständnis des Statocystenapparates führt. Bei manchen Dekapoden (Krebsen) kann man sich nach dem Vorgang von Kreidl auch einer direkten Reizmethode bedienen. Die Statocysten dieser Tiere sind Einstülpungen der äußeren Haut und öffnen sich mit einem breiten Spalt nach außen. Bei jeder Häutung des Krebses wird auch die Cuticula der Statocysten entfernt und mit ihr die Statolithen. Das Tier ist daher gezwungen, kleine Fremdkörper, die es findet, mit Hilfe seiner feinen Putzscheren als neue Statolithen in die Statocysten einzuführen. Belegt man den Boden des Aquariums statt mit Sand mit einem magnetischen Metallstaub, so erhält man Tiere, deren Statolithen magnetischen Einflüssen unterliegen. Mit einem solchen Tier kann man nun leicht den folgenden Versuch machen: Nähert man ihm einen Elektromagneten vom Rücken her, so nimmt der magnetische Statolith eine möglichst dorsale Lage ein, dieselbe also, die er beim normalen Tier innehat, wenn es auf dem Rücken liegt. Der Krebs reagiert daher in derselben Weise wie ein solches, er dreht sich um und verbleibt nun in der Rückenlage, bei welcher die Statolithen die gleiche ventrale Lage einnehmen wie normalerweise bei der normalen Bauchlage. Der Versuch

bestätigt also aufs schönste die Theorie, daß der Druck, welchen die Statolithenmasse auf die Sinneshaare ausübt, den adäquaten Reiz für die Sinneszellen der Statocyste darstellt.

Verhindert man einen frisch gehäuteten Krebs an der Wiedereinführung neuer Statolithen indem man ihm die Putzscheren abschneidet, so benimmt sich das Tier genau so wie ein solches, dem man beide Statocysten entfernt hat (v. Buddenbrock).

Die Vertreter der Muschelgattung *Pecten*, deren Schwimmweise an anderer Stelle geschildert wird, sind bemerkenswert durch den Besitz asymmetrischer Statocysten: Die linke ist stärker entwickelt als die rechte und allein funktionsfähig. Physiologisch äußert sich dies nach v. Buddenbrock in der folgenden Weise. Jedes symmetrisch gebaute Tier schwimmt mit senkrecht stehender Symmetrieebene, stellt man es schief, so richtet es sich unter dem Einfluß seiner Statocysten wieder auf. *Pecten* verhält sich gerade umgekehrt. Das Tier hält beim Schwimmen die Symmetrieebene schräg; bringt man es zwangsweise in eine solche Lage, bei welcher die Hauptebene senkrecht steht, so kehrt es durch aktive Steuerung in die normale Schräglage zurück. Muscheln, denen man die linke Statocyste exstirpiert hat, vermögen dies nicht mehr zu tun.

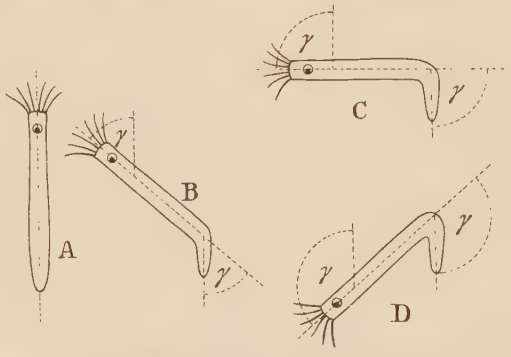


Abb. 176. Branchiomma. *A* Normallage, *B—D* Senkrechtes Abwärtsbiegen des Schwanzes aus verschiedenen Schieflagen (nach v. Buddenbrock).

Die *tonischen Statoreflexe* der wirbellosen Tiere sind bisher nur wenig studiert worden. Das bekannteste Beispiel liefern die sog. kompensatorischen Augenbewegungen der stielaugigen Krebse und der Tintenfische: Die beweglichen Augen vollführen bei jeder Körperbewegung, welche die Raumlage der Statocysten verändert, eine Gegenbewegung aus mit dem Erfolge, daß das Auge seine ungefähre Stellung im Raume und damit sein Gesichtsfeld beibehält. Es beruht dies darauf, daß jeder Stellung der Statocysten im Raume eine bestimmte mit ihr fest verknüpfte Stellung der Augen zum Körper entspricht (Bethe).

Einen sehr eigentümlichen tonischen Statoreflex, der uns wiederum zu den geotropischen Bewegungen zurückführt, zeigen nach v. Buddenbrock gewisse sedentäre Borstenwürmer (*Branchiomma* u. a.). Sie graben sich mit dem Schwanzende voran in den Sand oder Schlamm des Meeres ein, obgleich ihre Statocysten im Kopfe liegen. Die ziemlich komplizierten Vorgänge, die sich hierbei abspielen, kann man sich vorteilhaft durch die Annahme vereinfachen, daß der Wurm seiner ganzen Länge nach geradegestreckt daliegt. Es ergibt sich dann leicht, daß jeder Raumlage der Statocysten eine bestimmte Krümmung der jeweiligen Unterseite des sich einbohrenden Schwanzes entspricht (s. Abb. 176). Es liegt also ein typischer tonischer Lagereflex vor. Der Wurm hat die Eigentümlichkeit, einen rasch erstarrenden Schleim auszuscheiden, der die angrenzenden Sandkörnchen zu einer Wohnröhre zusammenkittet. An der Form dieser Röhre kann man den Weg erschließen, den das Tier beim Graben im Sande durchmessen hat, und ist so in der Lage, die Abhängigkeit seiner Bewegungen von der Schwerkraft scharf nachzuweisen. Zum Beispiel: Der Wurm wird erst horizontal in den Sand gelegt, hierauf senkrecht gestellt und endlich nach einer gewissen Zeit wiederum auf

die Seite, aber auf die entgegengesetzte, gelegt. Die nach einigen Stunden herausgenommene erhärtete Röhre hat die beistehend gezeichnete Form. Das Tier hat in der ersten Phase von *A—B*, in der zweiten von *B—C*, in der dritten von *C—D* gebohrt, stets der Schwerkraft folgend. Nach Entfernung beider Statocysten erlischt diese Tätigkeit, während das Tier mit einer Statocyste allein noch korrekte geotaktische Bewegungen ausführt.

Die von den Statocysten beherrschten Reflexe sind keineswegs in allen Lebenslagen nachweisbar, sie treten vielmehr nur unter ganz bestimmten Bedingungen auf. Die Gleichgewichtsreflexe schwimmender Tiere (*Krebse*) verschwinden z. B., sobald die Füße mit irgendeinem festen Substrat in Berührung kommen. So erklärt es sich, daß solche Tiere in beliebiger Raumlage auf Steinen oder Algen herumkriechen können, sobald sie aber des festen Halts verlustig gehen, setzen die Schwimmbewegungen ein, und die Normallage mit dem Rücken nach oben wird reflektorisch hergestellt.

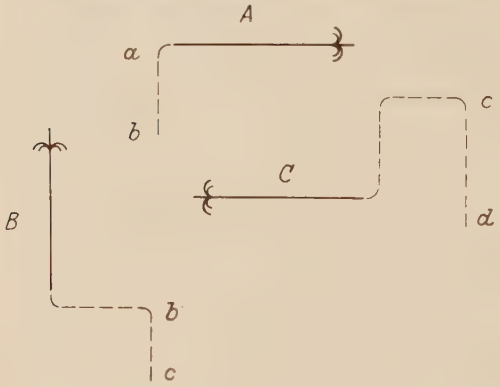


Abb. 177.

Noch deutlicher ist die Abhängigkeit der Tätigkeit der statischen Apparate von anderweitigen Reizkomplexen bei den geotaktischen Bewegungen. Der im Meeressande lebende Polychät kann sich unmöglich zeitlebens und dauernd erdwärts bewegen. Wir sehen daher die positive Geotaxis nur dann eintreten, wenn der Wurm ausgegraben auf der Sandoberfläche liegt. Sie verschwindet, sobald das Tier beim Sicheinbohren eine bestimmte Tiefe erreicht hat. Bei *Nepa cinerea* ist im allgemeinen Atemnot für die negative Geotaxis der auslösende Reiz. Sie verursacht das luftatmende Insekt, wenn sein Luftvorrat erschöpft ist, zur Wasseroberfläche emporzusteigen. Hat das Tier geatmet, so verschwindet die negative Geotaxis, das Insekt geht wieder in die Tiefe.

Abgesehen von den besprochenen Reflexen üben die Statocysten noch eine sehr ausgesprochene Wirkung auf die Gesamtmuskulatur des Körpers aus. Bei den verschiedensten Tiergruppen: Borstenwürmern, Krebsen, Schnecken, Tintenfischen, ist übereinstimmend festgestellt worden, daß nach Entfernung der Statocysten eine bedeutende Muskelschwäche eintritt [Fröhlich, Bethe u. a.]. Reize, die normalerweise mit einer energischen Bewegung des Rumpfes oder der Extremitäten beantwortet werden, führen nach der Exstirpation der Statocysten nur zu einer schwachen und matten Reaktion. Es ist hieraus zu schließen, daß von den Statocysten dauernd Erregungen zum Zentralnervensystem fließen, die erst dasselbe befähigen, kräftige Impulse zu den Muskeln zu schicken. Derartige Sinnesorgane können als Stimulationsorgane bezeichnet werden [v. Buddenbrock].

Die Funktion des Vestibularapparates (der Bogengänge und Otolithen) bei Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln.

Von

Max Heinrich Fischer

Prag.

Mit 31 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Buddenbrock, W. v.: Grundriß der vergleichenden Physiologie. I. Teil: Sinnesorgane und Nervensystem. Berlin: Bornträger 1924. — Cyon, E. v.: Das Ohrlabyrinth. Berlin: Julius Springer 1908. — Ewald, J. R.: Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden: J. F. Bergmann 1892. — Flourens, P.: Recherches expérimentales sur les propriétés et les fonctions du systéme nerveux dans les animaux vertébrés. 2. Aufl. Paris 1842. — Goltz, Fr.: Beiträge zur Lehre von den Funktionen der Nervenzentren. Berlin 1869. — Hesse, R.: Der Tierkörper als selbständiger Organismus. Leipzig-Berlin: Teubner 1910. — Kleijn, A. de: Statischer Sinn. Jahresber. üb. d. ges. Physiol. Bd. 1, S. 300—308. 1920, u. Bd. 3, 1. Hälfte, S. 396—405. 1925. — Koehler, O.: Sinnesphysiologie der Tiere. Ebenda Bd. 3, 1. Hälfte, S. 435 -501. 1925. — Kolmer, W.: Mikroskopische Anatomie des nervösen Apparates des Ohres. Handb. d. Neurol. d. Ohres von Alexander-Marburg, Bd. I, 1. Hälfte, S. 101 -174. Wien-Berlin: Urban & Schwarzenberg 1923. — Kreidl, A.: Die Funktion des Vestibularapparates. Ergebn. d. Physiol. Bd. 5, S. 572 -598. 1906. — Kühn, A.: Die Orientierung der Tiere im Raume. Jena: Fischer 1919. — Loeb, J.: Die Tropismen. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. Bd. IV, S. 451—519. Jena: Fischer 1913. — Mach, E.: Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen. Leipzig: Engelmann 1875. — Magnus, R.: Körperstellung. Berlin: Julius Springer 1924. Magnus, R., u. Kleijn, A. de: Experimentelle Physiologie des Vestibularapparates bei Säugetieren mit Ausschluß des Menschen. Handb. d. Neurol. d. Ohres von Alexander-Marburg, Bd. I, 1. Hälfte, S. 465 -522. Wien u. Berlin: Urban & Schwarzenberg 1923. — — Mangold, E.: Gehörsinn und statischer Sinn. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. Bd. IV, S. 841—973. Jena: Fischer 1913. — Nagel, W. A.: Die Lage-, Bewegungs- und Widerstandsempfindungen. Nagels Handb. d. Physiol. Bd. III, S. 734 -806. Braunschweig: Vieweg 1905. - Plate, L.: Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. I. u. II. Teil. Jena: Fischer 1924. — Retzius, G.: Das Gehörorgan der Wirbeltiere. I, II. Stockholm 1881. — Stein, St. v.: Die Lehren von den Funktionen der einzelnen Teile des Ohrlabyrinthes. Deutsch von C. v. Krzywicki. Jena: Fischer 1924. — Steiner, J.: Physiologie des Froschhirns. Braunschweig: Vieweg 1885. — Steiner, J.: Die Funktionen des Zentralnervensystems. II u. IV. Braunschweig: Vieweg 1888 u. 1900. — Tschermak, A.: Physiologie des Gehirns. Nagels Handb. d. Physiol. Bd. IV, 1. Teil, S. 1 - 206. Braunschweig: Vieweg 1905.

I. Allgemeine Vorbemerkungen.

Vor etwa 100 Jahren (1824) teilte Flourens seine ersten Versuche über Bogengangsdurchschneidungen bei Tauben mit; die merkwürdigen Folgeerscheinungen (Kopf-, Augenbewegungen, Kreisbewegungen, Umfallen) veranlaßten ihn, diesen Experimenten weiter nachzugehen. Er kam zu dem Schlusse,

daß der achte Hirnnerv aus zwei ungleichwertigen Teilen bestehe, dem Hörnerven (bei seinen Tieren war das Gehör nicht gestört) und dem Bogengangsnerven, dem Moderator der Bewegungen. Lange Jahre legte man diesen interessanten Befunden, die von Vulpian (1866), von Czermak (1869), Brown-Sequard (1869) bestätigt wurden, keine Bedeutung bei. Erst als Goltz (1870) auf Grund seiner, wenn auch groben Versuche die These aufstellte, daß die Bogengänge, deren Gehörfunktion dahingestellt bleiben möge, Gleichgewichtsfunktionen hätten und daran seine hydrostatische Hypothese anschloß, wurde dieses Arbeitsgebiet von einer Reihe namhafter Forscher aufgegriffen. Es seien nur Namen wie Breuer, Cyon, Böttcher, Bornhardt, Spamer, Ewald, Högyes u. a. genannt. Es folgte die Zeit der großen Theorien. Unabhängig voneinander kam Mach, Breuer und Crum-Brown fast zur gleichen Anschauung. Ewald vertrat seine Anschauung vom „Tonuslabyrinth". Eine fast unübersehbare Reihe von experimentellen Untersuchungen an den verschiedensten Tieren kam zur Ausführung. Anschließend an die Untersuchungen Purkinjes, Hitzigs und die interessanten Beobachtungen Menières rückte nicht zum mindesten durch Mach und Breuer, Delage und viele andere das Interesse an der Vestibularphysiologie beim Menschen in den Vordergrund. Báránys Verdienst ist es, die kalorischen Reflexe, speziell den Nystagmus, beim Menschen erfaßt und klinisch verwendbar gemacht zu haben; befruchtend wirkte seine Strömungstheorie, wenn sie auch nicht allgemein anerkannt wird. Bartels setzte seine Hemmungstheorie entgegen und vertritt heute noch diesen Standpunkt. Im letzten Jahrzehnt lenkten die experimentellen Untersuchungen an Säugetieren von Magnus, de Kleijn und deren Utrechter Schule die allgemeine Aufmerksamkeit auf sich. Wir verdanken ihnen viele neue Gesichtspunkte und Klarheit, wo man bisher nicht mehr weiter wußte.

Meine Darstellung schließt sich vielfach im wesentlichen, was Fassung und Einteilung anbelangt, den bewährten jener genannten Utrechter Forscher an. Es ist freilich bei der Zusammenfassung der Ergebnisse der Vestibularphysiologie an Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln oft unmöglich, in den Details und Folgerungen so weit zu gehen wie bei den Säugern, es reichen dazu die vorliegenden Untersuchungen nicht aus. Einfache Analogieschlüsse zu ziehen, dazu, scheint mir, fehlt die nötige Grundlage; es wird davon abgesehen. Das Hauptgewicht wird auf die experimentellen Tatsachen gelegt, nur hie und da soll darauf hingewiesen werden, wie sie mit den vorliegenden Theorien in Einklang gebracht werden können. Dies nicht allein deshalb, weil die Theorien an anderer Stelle abgehandelt werden, sondern vielmehr weil ich mich nicht zu einer bestimmten Richtung bekennen kann. Die Tatsachen sind die Hauptsache und das Dauernde. Über die Güte einer Theorie entscheidet m. E. die Möglichkeit, sie als nutzbringende Arbeitshypothese zu verwenden. Auf diese Weise läßt sich z. B. die Brauchbarkeit der Bárányschen Strömungstheorie und der Bartelschen Hemmungstheorie leicht nebeneinander erweisen; es kommt eben auf das Objekt an. Im übrigen führt eine Theorie nur bis zu einem gewissen Grade zur Annäherung an die Wahrscheinlichkeit.

Man hat die bei Tieren durch Rotation bzw. operative Eingriffe ausgelösten Erscheinungen häufig als den Ausdruck von Schwindel, der Störung von Gleichgewichtsempfindungen angesehen. Dazu fehlt offenbar jede Grundlage, zumal sich beim Menschen diesbezüglich eine weitgehende Unabhängigkeit ergeben hat. Wir betrachten die Erscheinungen als „Reflexe", hervorgerufen durch Rotationen, Progressivbewegungen, kalorische Einflüsse usw. Die Einteilung nach Tierklassen ging aus praktischen Gesichtspunkten hervor. Die Zentralorgane der Vestibularnerven finden ihre Besprechung erst in dem Kapitel über die Körperstellung.

II. Fische.

A. Anatomische Vorbemerkungen.

Die primitive Form der Wirbeltiere, der *Amphioxus* (Lanzettfischchen) besitzt noch kein häutiges Labyrinth. Ein solches findet sich erst bei den Cyclostomen (Rundmäulern), zum Teil in einfacher Form, in Knorpelkapseln liegend. Bei *Myxine glutinosa* besteht das Organ aus einem breiten Ringe, in welchem sich aber zwei Ampullen mit quergestellten Cristae und eine Macula communis — von einer Otolithenmembran bedeckt — befindet. Wahrscheinlich handelt es sich hier um ein, infolge der halbparasitischen Lebensweise der Myxine, sekundär rückgebildetes häutiges Labyrinth. Wesentlich komplizierter ist das gleichfalls in einer knorpeligen Kapsel liegende Labyrinth bei den *Petromyzonten* (Neunaugen) gebaut. Die Auffassungen der einzelnen Autoren über die Details des Aufbaues sind nicht ganz übereinstimmend. Im Vestibulum ist ein Sacculus mit Macula und eine Macula incerta differenziert (Plate). Die Maculae tragen Otolithenmembranen; die Otolithen entstehen aus der Verschmelzung runder, meist geschichteter Kügelchen, der Otokonien, und haben einen gallertigen Kern. Neben dem sog. dorsalen Gange (dem Ductus endolymphaticus nach Plate) befindet sich die erste Andeutung einer Crista quarta [Macula neglecta[1])]. Zwei in derselben Ebene gelegene Bogengänge, ein vorderer und ein hinterer mit je einer Ampulla und Crista, gehen aus dem Vestibulum hervor. Bemerkenswert ist das Epithel der Bogengänge; aus niedrigen kubischen Zellen gehen Flimmerhärchen hervor, die durch eine zarte Masse miteinander verbunden sind, aber doch andauernd Flimmerbewegungen ausführen sollen (Abb. 178). Diese Bewegungen lassen sich bei Vitalfärbung leicht beobachten.

Abb. 178. Bogengangsquerschnitt mit Haarzellen von Ammocoetes branchiales [nach O. Grosser[2])].

Das Labyrinth der *Selachier* zeigt wechselnde Formen, aber eine bereits viel weitergehende Differenzierung. Bei den Rochen, insbesondere aber den großen Haien, weist das Labyrinth eine besondere Größenentwicklung auf; bei diesen Tieren finden sich die größten Labyrinthe bis zu Dimensionen von mehreren Zentimetern. Man unterscheidet drei Bogengänge, einen vorderen (Canalis anterior), einen hinteren (Canalis posterior) und einen äußeren (Canalis externus), die rechtwinklig aufeinander stehen; ein jeder Bogengang trägt eine große Ampulle mit Crista. Die Bogengänge münden in den großen Utriculus, von welchem sich jedoch bereits bei den Chimären und Haien ein Recessus utriculi abschnürt, der die Macula utriculi trägt; eine Kommunikation zwischen beiden bleibt bestehen. Der Recessus utriculi stent durch den Canalis recessu-sacularis mit dem Sacculus in Verbindung; im Sacculus liegt die Macula sacculi. Vom Sacculus aus mündet der sog. Ductus endolymphaticus nach außen, der sich in der Mitte der Rückenfläche des Hinterkopfes öffnet. (Abb. 179). Ein kleiner Fortsatz der Macula sacculi bildet bei den Chimären wohl den Vorläufer der Papilla lagenae; eine solche findet sich aber erst bei den Haien, wenn auch immer noch mit der Macula sacculi zusammenhängend, erst bei den Rochen ist sie vollständig getrennt.

---

[1]) Siehe weiter unten S. 800 u. 802.

[2]) Dieses Mikrophotogramm sowie jene der Abb. 181 und 182 verdanke ich der Freundlichkeit von Prof. O. Grosser, Vorstand des anatomischen Institutes an der deutschen Universität in Prag.

Das Labyrinth der *Ganoiden* stimmt in den wesentlichen Punkten mit jenem der Knochenfische überein. Die Papilla lagenae ist hier bereits gesondert, doch liegt sie noch im Sacculus (so z. B. bei Acipenser sturio). Bei den Euganoiden treten bereits in ähnlicher Weise wie bei den Teleostiern feste Otolithen auf.

Über das Labyrinth der *Teleostier* (Abb. 180, 181), dessen Form und Bau durch eine große Mannigfaltigkeit ausgezeichnet ist, wurden sehr zahlreiche Untersuchungen angestellt (s. W. Kolmer). Die drei Bogengänge sind bei den einen Formen lang und schmal, bei anderen wieder breit und kurz. Sacculus und Utriculus, von verschiedenster relativer Größe, sind meist voneinander völlig abgesetzt; bei den meisten Physostomen und Plectognathen sind sie durch einen Kanal miteinander verbunden, bei anderen Teleostiern wieder ohne Kommunikation. Auf den Maculae liegen massive Otolithen von oft recht erheblicher

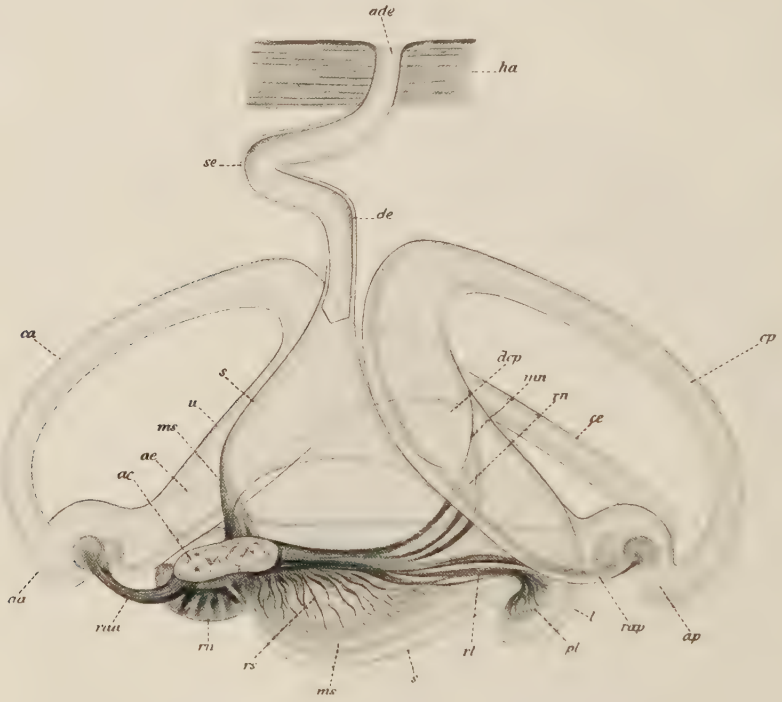


Abb. 179. Labyrinth von Acanthias vulgaris (nach G. Retzius). *a a* = Ampulla anterior; *a c* = Acusticus (Octavus); *a e* = Ampulla externa; *r a a* = Ramus ampullae anterioris; *c a* = Canalis anterior; *m s* = Macula sacculi; *u* = Utriculus; *s* = Sacculus; *d e* = Ductus endolymphaticus; *s e* = Saccus endolymphaticus; *a d e* = Apertura duct. endolymph. ext.; *h a* = Kopfhaut; *c p* = Canalis posterior; *d c p* = Ductus can. post.; *m n* = Macula neglecta (Crista quarta); *r n* = Ramus neglectus (Cristae quartae); *c e* = Canalis externus; *a p* = Ampulla posterior; *r a p* = Ramus ampullae post.; *l* = Lagena cochleae; *p l* = Papilla lagenae; *r l* = Ramus lagenae; *r s* = Ramus sacculi; *r u* = Ramul. rec. utriculi.

Größe und verschiedenster Gestalt; der Otolith der Sacculusmacula, Sagitta genannt, ist immer am größten und füllt manchmal die ganze Sacculushöhle aus. Der Utriculusotolith heißt Lapillus (Abb. 182). In einer Ausstülpung des hinteren oberen Sacculusendes liegt die Lagena cochleae mit ihrem Otolithen, dem Asteriscus. Im Verbindungsstück zwischen der Ampulla posterior und dem Utriculus i. e. im Sinus posterior utriculi findet man bei den meisten Knochenfischen eine Crista quarta (sive neglecta), die der Macula neglecta von Retzius entspricht. Speziell nach Untersuchungen von C. E. Benjamins[1]) und seiner Schüler

[1]) Benjamins, C. E.: Nederlandsch tijdschr. v. geneesk., 1. Hälfte, 1913, Nr. 23 u. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 68, S. 101. 1913. — Stibbe, F. H.: Bijdrage tot de Kenntnis omtrent de Ontwikkeling der Crista quarta. Proefschr. Utrecht 1922.

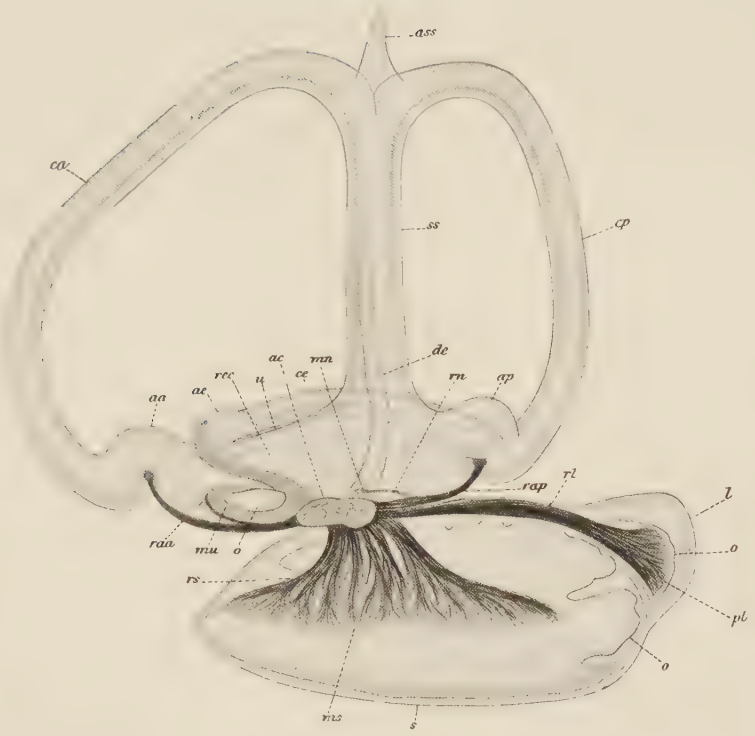


Abb. 180. Labyrinth von Perca fluviatilis (nach G. Retzius). *s s* = Sinus utric. sup.; *a s s* = Apex sinus sup.; *rec* = Recessus utriculi; *m u* = Macula rec. utriculi; *o* = Otolithen. Sonstige Bezeichnungen s. Abb. 179.

Abb. 181. Crista ampullaris von Gobius jutta (nach O. Grosser).

besteht aber heute wohl kein Zweifel, daß es sich der Struktur nach um eine Crista handelt; sie entwickelt sich bei Fischen und Amphibien aus der Macula sacculi. Ein Ramus anterior des Nervus octavus versorgt die Crista des vorderen (vertikalen), äußeren (horizontalen) Bogenganges und die Macula utriculi, ein Ramus posterior die Crista des hinteren (vertikalen) Bogenganges, die Crista quarta und die Macula sacculi. Bemerkenswert ist bei einigen Teleostiern eine charakteristische Verbindung der Schwimmblase mit dem Labyrinth.

Bei den *Dipnoi* hat sich der Recessus utriculi vom Utriculus vollkommen abgeschnürt, steht aber in Verbindung mit dem Sacculus. Die Otolithen bestehen aus feinsten Kryställchen. Der Ductus endolymphaticus mündet in die beiderseits auf den lateralen Wülsten der Rautengrube aufliegenden Sacculi endolymphatici, von denen eine große Anzahl von Divertikeln ausgehen, welche die ganze Fossa rhomboidea überdecken. Das ganze System ist mit feinen Krystallen gefüllt.

(Topographisch-anatomische Details sind bei v. Stein, J. Kubo[1]), Steiner[2]) resp. in den einzelnen später anzuführenden Arbeiten und in den einschlägigen Lehr- und Handbüchern der Zoologie nachzusehen.)

Abb. 182. Otolith des Rec. utriculi (Lapillus) von Syngnathus (nach O. Grosser).

Von Interesse sind einige Mitteilungen über die Maße des häutigen Bogengangssystems, die in einer Untersuchung von Biner Wulf[3]) festgelegt sind. Bei verschiedenen Individuen einer Spezies ist zwar die absolute Länge der Bogengänge verschieden, aber bei allen Exemplaren stehen die Bogengangslängen im gleichen Verhältnisse; die relativen Längen sind also gleich (ausgenommen Pleuronectes platessa). Bei den Ampullen liegen die Längenverhältnisse ähnlich. Der vordere und der hintere Bogengang sind immer länger als der äußere. Bei allen Exemplaren einer Tierspezies wurde an den untersuchten Fischen, unabhängig vom Alter, der Querschnitt der homologen Stellen (an einem bestimmten Orte eines Bogenganges) immer gleich groß gefunden. Während die Ampullen eines Tieres alle drei einen fast gleich großen Querschnitt aufweisen, ist der horizontale Bogengang immer wesentlich enger als die beiden anderen, deren Querschnitt annähernd den gleichen Quadratinhalt zeigt.

		Bogengänge			Ampullen		
		vordere	hintere	äußere	vordere	hintere	äußere
Gadus morrhua . . . (große Exemplare)	Länge in mm	17,6	19,8	15,5	2,77	2,83	2,43
	Weite in mm	0,249	0,213	0,100	0,855	0,870	0,735
Clupea harengus . . .	Länge in mm	4,7	5,5	4,3	1,38	1,37	1,31
	Weite in mm	0,126	0,123	0,054	0,406	0,423	0,347
Esox Lucius	Länge in mm	10,6	12,5	16,9	2,61	2,88	2,70
	Weite in mm	0,136	0,138	0,088	0,847	0,803	0,764
Pleuronectes platessa .	Länge in mm	11,6	11,6	11,6	2,18	2,20	1,97
	Weite in mm	0,172	0,156	0,111	0,818	0,780	0,798

In Hinsicht auf die Theorien des Bogengangssystems sind die physikalisch-chemischen Eigenschaften der Endolymphe von Wichtigkeit, die G. ten Doesschate[4]) an einer Reihe von Knochenfischen studiert hat. Die Endolymphe der Teleostier ist eine beinahe farblose Flüssigkeit von neutraler Reaktion. Bei

[1]) Kubo, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 115, S. 457. 1906.

[2]) Steiner, J.: Die Funktionen des Zentralnervensystems. II. Abt.: Die Fische. Braunschweig: Vieweg 1888.

[3]) Wulf, Biner: Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1901, S. 57.

[4]) Doesschate, G. ten: Onderzoek. Physiol. Labor. Utrecht, 5. Reihe, Bd. 14, S. 1. 1914.

Herausnahme aus dem Labyrinth gerinnt sie, insbesondere bei Berührung mit Fremdkörpern; das Gerinnsel besteht wahrscheinlich aus Fibrin. Die Endolymphe enthält Eiweiß (ca. 2%) und Mucin. An anorganischen Bestandteilen kommen hauptsächlich $Na^{\cdot}$ und Cl' (Ionen) vor. Die Viscosität und das spezifische Gewicht ist gering, das Leitungsvermögen scheint etwas niedriger zu sein als im Blutserum von Fischen. Der Brechungsindex ist übereinstimmend mit dem geringen Eiweißgehalte klein, die Gefrierpunktserniedrigung stimmt etwa mit der des Blutserums überein. Brechungsindex und Viscosität steigen postmortal, hingegen nimmt die Oberflächenspannung und das Leitungsvermögen ab. Der hydrostatische Druck der Endolymphe im Labyrinth scheint vom atmosphärischen Drucke nicht verschieden zu sein. Siehe die anschließende Tabelle.

Physikalisch-chemische Eigenschaften der Endolymphe von Knochenfischen nach Zusatz von Hirudin (nach G. TEN DOESSCHATE).

Fischart	Relative Viscosität bei 0°	Spezifisches Gewicht bei 0°	Leitungsvermögen bei 0°	Oberflächenspannung	Brechungsindex	Gefrierpunktsverlagerung	Reaktion
Gadus aeglefinus, Schellfisch . . . . (unmittelbar nach dem Tode untersucht)	1,2294	1,0158	$104{,}0 \cdot 10^{-4}$	6,8299 [$t = 10-15°$][1])	1,3361 [$t = 10-15°$][1])	$-0{,}7175°$	neutrale Reaktion
Gadus morrhua, Kabeljau . . . . . (lebend)	1,2791	1,0169	$103{,}7 \cdot 10^{-4}$	6,8084 ($t = 11-14°$)	1,3379 ($t = 11-16°$)	$-0{,}732°$	
Gadus morrhua, Kabeljau . . . . . (Zeitpunkt des Todes unbekannt)	1,3640	1,0206	$99{,}3 \cdot 10^{-4}$	6,7148 ($t = 5-13°$)	1,3388 ($t = 12-15°$)	$-0{,}737°$	
Pleuronectes platessa, Schollfisch . . . . (Zeitpunkt des Todes unbekannt)	1,1953	1,0208	$95{,}7 \cdot 10^{-4}$	6,8710 ($t = 8-13°$)	1,3412 ($t = 10-12°$)	$-0{,}749°$	

B. Funktionen des Vestibularapparates.

1. Dynamische Effekte, Reflexe auf „Duktionen“[2]) (passive Bewegungen).

a) Reflexe bei „Zirkularduktionen“ (passiven Rotationen).

α) *Bei normalen Tieren.*

Petromyzon planeri sowie kleine Exemplare von Scyllium canicula und Catulus wurden von KREIDL[3]) in einer flachen Schale auf einer Drehscheibe mit einer Geschwindigkeit von 4 bis 10 Umdrehungen in der Sekunde rotiert; sie schwammen gewöhnlich gegen die Drehrichtung. Dasselbe fand STEINMANN[4]) an Barben und Groppen, gleichgültig ob langsam oder schnell gedreht wurde,

[1]) Die hier angeführten Zahlen sind Mittelwerte aus mehreren Einzelbestimmungen; $t = 10-15°$ C bedeutet sonach, daß die Temperaturen aller Einzelbestimmungen innerhalb dieses Bereiches lagen.

[2]) Unter „Duktionen“, „Duktionsreizen“ werden nach dem Vorschlage von A. TSCHERMAK Reize verstanden, wie sie durch *passive* und *aktive*, zirkulare bzw. lineare Bewegungen des Kopf-Körpers gesetzt werden. Wir verwenden in unserer Abhandlung den Terminus „Duktionen“ (ducere = führen) im engeren Sinne für passive Bewegungen.

[3]) KREIDL, A.: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Kl., Abt. III, Bd. 101, S. 469. 1892.

[4]) STEINMANN, P.: Verhandl. d. naturforsch. Gesellsch. Basel Bd. 25, S. 212. 1914.

das Wasser also fast stillstand oder sich mitdrehte. Wurde bei 10—12 Umdrehungen pro Sekunde (Kreidl) längere Zeit rotiert und die Tiere nach dem Anhalten in ein Bassin geworfen, so schwammen sie einige Zeit in Kreisen im Sinne der vorausgegangenen Drehung. Haie, die in einem zylindrischen Gefäße eingeschlossen um eine dorsoventrale Achse im Sinne des Uhrzeigers gedreht wurden, schwammen, nach dem Anhalten ins Wasser geworfen, in Kreisen gleichfalls im Sinne des Uhrzeigers. Nicht so regelmäßig rollten Tiere, die längere Zeit um ihre Längsachse gedreht worden waren, der vorausgegangenen Drehung entsprechend. Bei einer Umdrehungsgeschwindigkeit von mehr als 15 Umdrehungen in der Sekunde stellten sich Haie und kleine Knochenfische schief, und zwar mit dem Rücken zur Drehungsachse, mit dem Bauche nach außen geneigt (Einfluß der Zentrifugalkraft).

Bei Zirkularduktionen treten *Augenreflexe* auf. Erfolgt die Drehung (z. B. bei Raja, Torpedo, Petromyzon, Scyllium) um eine lotrechte, dorsoventrale Achse, so zeigen beide Augen eine Lateraldeviation (*Augendrehreflex*) entgegen der Drehrichtung [Kubo[1]), Lee[2]), Lyon[3]), Maxwell[4])]; dieser Augendrehreflex[5]) bleibt während der ganzen Dauer der Rotation bestehen. Bei einzelnen Fischarten tritt auch bei langsamer Rotation ein typischer, wenngleich wenig frequenter *Nystagmus* auf, der mit der schnellen Komponente in der Drehrichtung schlägt [so von Kubo an Scyllium canicula beobachtet[6]), ähnlich bei Acanthias vulgaris, Pleuronectes platessa, Rhombus maximus und Mustelus brevis]. Eine Verdeckung der Cornea ändert an den Ergebnissen nichts.

Bei Zirkularduktionen in Rückenlage sind die Ergebnisse analog. Bringt man einen Fisch in Seitenlage (Änderung zur Schwerkraftrichtung), so entsteht an den Augen eine dauernde Höhendivergenz (Lagereflex siehe weiter unten); dreht man ihn so um eine lotrechte Achse mit dem Bauche voran, so besteht der Augendrehreflex in einer Rollung beider Bulbi mit den oberen Polen rückenwärts, bei Rotation mit dem Rücken voran umgekehrt bauchwärts. Stellt man einen Fisch (Scyllium) lotrecht mit dem Kopfe nach oben, so bleiben beide Bulbi mit den oberen Polen nasenwärts gerollt (Lagereflex, siehe später); wird er in dieser Lage um seine lotrechte Längsachse gedreht, so erscheint der Augendrehreflex als Höhenabweichung (Vertikaldivergenz). Bei Rechtsdrehung (im Sinne des Uhrzeigers von oben gesehen) z. B. geht der rechte Bulbus bauchwärts, der linke rückenwärts. Ähnliche Verhältnisse liegen vor, wenn der Fisch (Kopf unten) um seine lotrechte Längsachse rotiert wird; abgesehen wird auch hier von der Dauerrollung beider Bulbi mit den oberen Polen rückenwärts (Lagereflex).

Alle beschriebenen Augendrehreflexe verschwinden mit dem Ende der Drehung. Beim raschen Stoppen treten häufig als *Nachreaktion* ein *Augendrehreflex* im Sinne der vorausgegangenen Rotation und 1 bis 2 *Nachnystagmusschläge* in umgekehrter Richtung auf. Es handelte sich bisher um Zirkularduktionen um lotrechte

[1]) Kubo, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 115, S. 457. 1906.

[2]) Lee, F. S.: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 6, S. 508. 1892; Journ. of physiol. Bd. 15, S. 311. 1894.

[3]) Lyon, E. P.: Americ. journ. of physiol. Bd. 3, S. 86. 1899.

[4]) Maxwell, S. S.: Journ. of gen. physiol. Bd. 2, S. 123 u. 394. 1920.

[5]) Siehe auch die zusammenfassende Darstellung bei M. Bartels: v. Graefes Arch. f. Ophth. Bd. 76, S. 1. 1910. — W. Mulder (Quantitatieve betrekking tusschen prikkel en effect by het statisch organ. Proefschr. Utrecht 1908) bestimmte an Hechten die Reflexzeit der Augenbewegungen bei elektrischer Reizung des externen Bogenganges mit Induktionsströmen; er fand als Mittel aus mehreren Versuchsreihen 0,15 Sekunden.

[6]) Auch bei *aktiven Drehbewegungen*, wenn Fische (Serranus marginalis, Pleuronectes platessa, Scyllium canicula, Acanthias vulgaris, Petromyzon marinus u. a.) in runden Glasgefäßen längs der Wand schwimmen, kann man in gleicher Weise Augendrehreflexe entgegen und Augennystagmus im Sinne der Drehrichtung beobachten (Kubo).

Achsen, wobei der Fisch seine einmal eingenommene Lage in bezug auf die Schwerkraftrichtung nicht ändert.

Es treten aber auch Drehreflexe auf, wenn man Fische um nicht lotrechte Achsen rotiert, so daß ihre Raumlage in bezug auf die Schwerkraftrichtung dabei dauernd wechselt. Freilich sind dieselben durch die später abzuhandelnden „Lagereflexe" kompliziert, die dabei gleichzeitig auftreten und unter gewissen Bedingungen noch dazu gleichgerichtet sind. Es wurden von den einzelnen Untersuchern diesbezüglich keine genügend scharfen Unterschiede gemacht.

Neigt man z. B. einen Fisch, am besten mit größerer Geschwindigkeit, etwa um einen Winkel von 90° um eine wagerechte Querachse mit dem Kopfe nach unten, so rollen beide Augen mit den oberen Cornealpolen rückenwärts; nach dem Ende der Drehung nimmt diese Rollung (nach speziellen eigenen Beobachtungen, besonders am Hecht) ziemlich beträchtlich ab; was auf Konto des (dynamischen) Augendrehreflexes zu setzen ist, verschwindet, die Lagereflexkomponente allein bleibt bestehen. Dasselbe gilt, wenn Fische um ihre Longitudinalachse zur Seite geneigt werden; auch dort ist die Vertikaldivergenz teilweise dynamisch bedingt, wie sich aus der Verkleinerung nach dem Stoppen der Drehung ergibt. Je langsamer die Drehungen (Neigungen) erfolgen, um so mehr treten die dynamischen Effekte in den Hintergrund.

Bei Drehungen (Neigungen) um schiefe Achsen ergeben sich Drehreflexe (und Lagereflexe) an den Augen, die sich als Kombinationseffekte von Drehungen (Neigungen) um die Hauptachsen leicht verstehen lassen.

Auch an den *Flossen* sind bei den Fischen *Drehreflexe* zu beobachten (Lee). Dreht man einen Galeus canis z. B. um die lotrechte dorsoventrale Achse nach links, so weichen die Rückenflossen nach rechts, die Schwanzflosse nach links aus; umgekehrt bei Rechtsdrehung. Steinmann untersuchte dies bei Groppen und Barben genauer. Wurde z. B. eine Groppe (Barbe) nach rechts (im Uhrzeigersinne) rotiert, so wurde der Schwanz stark nach links abgebogen, die Rückenflossen wurden nach links, die Afterflosse nach rechts gewendet. Umgekehrt bei Linksdrehung. Optische Eindrücke sind einflußlos, wie Zirkularduktionen in einem undurchsichtigen Kasten oder im Dunklen ergaben. Die Stellung des Tieres auf der Drehscheibe ist gleichgültig, die Richtung der Reflexe hängt nur vom Drehungssinne ab[1]).

Bei Drehungen (Neigungen) um nicht lotrechte Achsen handelt es sich wiederum um Kombinationen von Drehreflexen und Lagereflexen, wie oben an den Augen. Bei Rollung eines Fisches um seine wagrechte Längsachse nach links gehen beispielsweise die linke Brust- und Bauchflosse stark nach abwärts, die entsprechenden rechten nach aufwärts, während sich die Rückenflossen nach links, die Schwanzflosse leicht nach rechts ausbiegen. Bei Neigungen um die wagrechte Querachse mit dem Kopfe nach unten biegen sich alle paarigen Flossen nach rückwärts, umgekehrt bei Hebung des Kopfes; die Medianflossen ändern ihre Stellung nicht. Das Verhältnis von Drehreflex und Lagereflex (die Verminderung der Reflexe beim Anhalten der Bewegung) hängt auch hier von der Geschwindigkeit der Duktion ab (Lee).

β) Bei einseitig labyrinthlosen Fischen.

Bei solchen Fischen seien die Drehreflexe imallgemeinen erhalten. Steinmann fand, daß eine Groppe mit rechtsseitig durch Cocain ausgeschaltetem Labyrinthe

[1]) Merkwürdig ist nur, daß Steinmann gefunden haben will, daß die Drehreflexe auch bei Verzögerung der Rotation unverändert bestehen blieben und erst mit dem Ende der Drehung verschwanden. Weiterhin hat der Autor bei seinen Fischen keine Nachreaktionen gesehen.

bei Rechtsdrehung wie sonst mit eingekrümmter linker Seite nach links im Kreise herumschwamm. Bei Linksdrehung richtete sie sich gerade.

γ) Bei doppelseitig labyrinthlosen Fischen.

Bei Fischen (Mustelus canis, Groppe) nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation oder Octavusdurchschneidung fehlen alle Drehreflexe. Daß auch bei offenen Augen keine solchen auftreten, beweist, daß bei diesen Tieren optische Einflüsse keine Rolle spielen. Die *Drehreflexe sind* also *labyrinthärer Herkunft.*

δ) Bei Fischen nach Entfernung der Otolithen.

Nach Untersuchungen Loebs[1]) an Scyllium canicula und Lees[2]) an Mustelus canis sind die Drehreflexe nach einseitiger Otolithenentfernung unverändert erhalten. Kubo[3]) dagegen behauptet, daß der Augendrehreflex und der Nystagmus bei Scyllium, Acanthias und Raja fehle, wenn man diese Tiere um die lotrechte Dorsoventralachse zur operierten Seite rotiert.

Nach doppelseitiger Otolithenauswaschung, schreibt Lee, seien die kompensatorischen Augenstellungen erhalten. Der Autor unterscheidet aber nicht zwischen Drehreflexen und Lagereflexen. Daß es sich in diesem Falle um die Drehreflexe gehandelt hat, geht aus seinen eigenen Worten hervor: „The compensation ceasing with the cessation of the body movement". Lyon[4]) (an der Flunder) ebenso Maxwell[5]) (an Mustelus canis) fanden nach doppelseitiger Entfernung der Sacculusotolithen keine Veränderung der Drehreflexe[6]). Beim Barsch und Karpfen bleibt der Drehnystagmus nach doppelseitiger Otolithenentfernung unverändert [Benjamins[7])]. Kreidls[8]) otolithenlose Fische zeigten bei schnellen Rotationen nicht mehr die bei normalen Tieren auftretende Schiefhaltung.

Daraus kann man wohl im allgemeinen folgern, *daß die Drehreflexe mit den Otolithen nicht in direktem ursächlichen Zusammenhange stehen.*

ε) Bei Fischen nach Entfernung (Verletzung) der Kanäle.

Nach Lyon und Maxwell fehlen nach Entfernung aller 6 Kanäle mit ihren Ampullen die Augendrehreflexe und der Nystagmus bei Rotationen um eine lotrechte Dorsoventralachse völlig. Maxwell fiel es ferner auf, daß die „kompensatorischen Augenstellungen" bei Drehungen (Neigungen) um andere, nicht lotrechte Achsen langsamer zustande kamen als bei normalen Tieren. Man kann daraus schließen, daß dies wegen des Fehlens der sonst mitbeteiligten Drehreflexe der Fall war.

Lee[9]) durchschnitt bei Galeus canis isoliert den Zweig des Octavus, der zur Ampulle des äußeren (horizontalen) Bogenganges führt. Die Drehreflexe auf die Augen waren in solchen Fällen nach einseitiger Durchschneidung bei Zirkularduktionen um die lotrechte Rücken-Bauchachse geschwächt, nach Durchschneidung auf beiden Seiten völlig geschwunden.

[1]) Loeb, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 49, S. 175. 1891.
[2]) Lee, F. S.: Journ. of physiol. Bd. 15, S. 311. 1894.
[3]) Kubo, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 115, S. 457. 1906.
[4]) Lyon, E. P.: Americ. journ. of physiol. Bd. 3, S. 86. 1900.
[5]) Maxwell, S. S.: Journ. of gen. physiol. Bd. 2, S. 123. 1920.
[6]) Eine Beurteilung des Verhaltens der Drehreflexe ist nach den Beschreibungen dieser Autoren oft sehr schwierig, da sie sowohl die Drehreflexe als auch Lagereflexe als kompensatorische Reflexe einheitlich bezeichnen.
[7]) Benjamins, C. E.: Ber. ü. d. ges. Physiol. Bd. 2, S. 176. 1920.
[8]) Kreidl, A.: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Kl., Abt. III, Bd. 101, S. 469. 1892.
[9]) Lee, F. S.: Journ. of physiol. Bd. 15, S. 311 u. Bd. 17, S. 192. 1894.

Maxwell[1]) glaubt über die Frage ein Experimentum crucis gemacht zu haben, ob die Drehreflexe in der Ebene des gereizten Kanals erfolgen oder nicht. Er band bei Galeus canis den rechten äußeren Kanal knapp am Utriculus ab, durchschnitt und legte ihn mit großer Vorsicht auf den Schädel parallel zur Längsachse des Fisches. Er konnte dann auch noch bei Drehungen um die lotrechte Rücken-Bauchachse Augendrehreflexe auslösen. Daraus kann man keine ablehnenden Schlüsse ziehen, denn der zweite äußere Kanal blieb unversehrt! Man hätte ihn auch durchschneiden müssen; sich darauf zu berufen, daß nach Exstirpation der linken horizontalen Ampulle die Augen Drehreflexe nur bei Rechtsdrehung zeigten und umgekehrt, muß als ungenügend bezeichnet werden. Warum bei Drehungen um die Querachse — in der neuen Richtung des verlagerten Bogenganges — keine Drehreflexe ausgelöst werden konnten, ist (abgesehen davon, daß der Kanal abgebunden war) unklar, waren ja doch die vorderen und hinteren Kanäle intakt!

Tullberg[2]) hat bei seinen Rheotaxisversuchen Drehexperimente an Karauschen und Gobio niger gemacht, indem er diese Fische im Apparate von Dewitz der verschwemmenden Wirkung eines rotierenden Wasserkreisstromes aussetzte. Während normale Exemplare durchaus entgegen dem Wasserstrome (rheotaktisch) schwammen, fehlte diese Einstellung, wenn den Fischen beiderseits die (horizontalen) äußeren Kanäle oder alle Kanäle durchschnitten worden waren.

Aus den Berichten von Lee könnte man weiter herauslesen, daß nach Durchschneidung beider vorderen Ampullarnerven die Augendrehreflexe bei Drehung mit dem Kopfe nach unten, umgekehrt nach Durchschneidung beider hinteren Ampullarnerven bei Drehung mit dem Kopfe nach oben gefehlt haben. Jedoch ist dies, siehe meine obigen Reservationen, nicht ganz sicher festzustellen.

Immerhin geht m. E. aus diesen Experimenten mit großer Wahrscheinlichkeit hervor, daß die *Drehreflexe* (an den Augen und Flossen) *der Ausdruck einer Funktion der Bogengänge sind*, wenn man es nicht lieber vorzieht, von *Ampullarfunktionen* zu sprechen. Wenn Maxwell der Meinung ist, daß nur die Drehreflexe bei Rotationen um die lotrechte Rücken-Bauchachse von den äußeren Kanälen allein ausgelöst werden, hingegen bei Drehungen um andere Achsen von den Bogengängen *und* Otolithen herstammen, so ist dem entgegenzuhalten, daß dieser Autor bei seinen Experimenten nicht genügend scharf zwischen Drehreflexen und Lagereflexen unterschieden hat. Seine „kompensatorischen Augenbewegungen" sind offenbar in vielen Fällen Lagereflexe gewesen, die natürlich auch nach Entfernung aller Kanäle bei intakten Otolithen entsprechend langsam zustande kommen.

b) Reflexe bei Linearduktionen (Progressivbewegungen).

Dergleichen Untersuchungen fehlen bei Fischen.

2. Effekte inadäquater Reizungen.

a) Reflexe bei thermischen Beeinflussungen.

Temperatureinflüsse erweisen sich bei den meisten Fischen an den Kanälen und Ampullen als wirkungslos. Durch Applikation eines heißen Stäbchens an die linke äußere Ampulle konnte Kubo[3]) bei Acanthias vulgaris eine Anzahl von Nystagmusschlägen mit der schnellen Komponente zur gereizten Seite hervorrufen, bei anderen Fischarten nur sehr vereinzelt oder gar nicht. Kälte erzeugte höchstens hie und da träge Nystagmusbewegungen zur Gegenseite.

[1]) Maxwell, S. S.: Journ. of gen. physiol. Bd. 2, S. 349. 1920.
[2]) Tullberg, T.: Svenska vet. akad. Handlingar Bd. 28. 1903.
[3]) Kubo, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 115, S. 457. 1906.

b) Reflexe bei elektrischen Reizungen.

Das in das allgemeine Kapitel des Galvanotropismus hineingehörende Verhalten der Fische bei galvanischer Längs- bzw. Querdurchströmung hat hier weniger Interesse. Bei Querdurchströmung des Kopfes wenden die Fische den Kopf zur Anodenseite, ebenso krümmt sich Rumpf und Schwanz konkav dorthin. Ein gewisser Zusammenhang mit dem Labyrinthe scheint zu bestehen [Breuer[1])]. Scheminzky[2]) zeigte neuerlich, daß bei Forellenembryonen dem Auftreten der Galvanotaxis die Ausbildung des Labyrinthes (Anlage der Nervenendstellen und Auftreten der Otolithen) kurz vorangeht.

Die galvanischen Reizungen einzelner Bogengänge (Ampullen) unterscheiden sich nach Kubo[3]) nicht von den mechanischen.

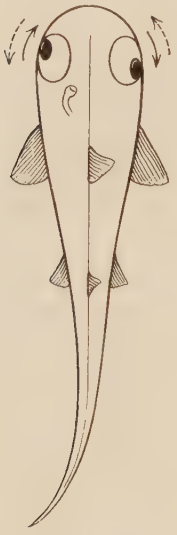


Abb. 183. Mechanische Reizung (Druck) der linken äußeren Ampulle an Galeus, Raja usw. → Augendrehreflex nach rechts, ⇠ Nystagmus nach links, die Rückenflossen biegen nach rechts, die Schwanzflosse biegt nach links aus (entspricht einer Linksrotation). Skizziert nach Versuchen von Lee und Kubo.

c) Reflexe bei mechanischen Reizungen am Bogengangsapparat.

Lee[4]) führte mechanische Reizungen der Ampullen an Galeus canis durch Druck mittels einer stumpfen, mit Watte umwickelten Nadel aus. Druck auf *eine äußere* (*horizontale*) *Ampulle* erzeugte immer einen Augendrehreflex in der Ebene des betreffenden Bogenganges nach der Gegenseite, ebenso ein Umbiegen beider Rückenflossen nach der Gegenseite und Ausbiegen des Schwanzes zur gereizten Seite (Abb. 183). Kubo bestätigte dies an Scyllium, Raja und Torpedo; bei Acanthias und Mustelus laevis sah er außerdem noch Augennystagmus zur gereizten Seite. Die beobachteten Symptome entsprechen immer einer Drehung mit der gereizten Seite voran. Lafite-Dupont[5]) steckte am Zitterrochen feine Metallfäden durch die äußeren Kanäle bis in die Ampulle; jede Fadenbewegung war durch einen Augendrehreflex im selben Sinne begleitet. Lyon[6]) stellte an Pseudopleuronectes americanus bei Reizung der morphologischen äußeren (horizontalen)[7]) Kanäle fest, daß Augenbewegungen immer in der Ebene des betreffenden Kanals ausgeführt wurden. Daß man bei diesen Reizversuchen keine Erscheinungen am Körper sah, liegt wohl daran, daß die Fische immer auf Brettchen fixiert waren.

Gleichzeitiger Druck auf die *beiden Ampullen der äußeren Bogengänge* bleibt erfolglos (Lee).

Bei Reizungen der Ampullen der vorderen und hinteren (vertikalen) Kanäle kam Lyon nur zu unbe-

[1]) Breuer, J.: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Kl., Abt. III, Bd. 114, S. 27. 1905.

[2]) Scheminzky, F.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 89, S. 23. 1924. S. auch J. Loeb: Die Tropismen. 1913.

[3]) Kubo, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 115, S. 457. 1906.

[4]) Lee, F. S.: Journ. of physiol. Bd. 15, S. 311 u. Bd. 17, S. 192. 1894.

[5]) Lafite-Dupont: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 76, S. 406. 1914.

[6]) Lyon, E. P.: Americ. journ. of physiol. Bd. 3, S. 86. 1899.

[7]) Die Flundern machen bekanntlich eine eigenartige asymmetrische Entwicklung durch; die genannte Flunder liegt im erwachsenen Stadium auf der rechten Seite, die morphologisch äußeren (horizontalen) Kanäle stehen fast lotrecht, alle anderen schief. Diese Fische zeigen lebhafte spontane Augenbewegungen.

stimmten Ergebnissen. Interessant sind Lees Resultate an Galeus canis, die Kubo im wesentlichen an Acanthias, Scyllium, Raja und Torpedo bestätigte und durch Beobachtung von Augennystagmus ergänzte. Lee unterscheidet bei den Ampullenreizungen scharf eine stärker drückende und eine leicht berührende.

Druck auf die *linke vordere Ampulle* erzeugt eine Vertikaldivergenz der Augen, das linke geht rücken-, das rechte bauchwärts, zugleich rollen beide Bulbi mit den oberen Polen nach hinten; die linken paarigen Flossen werden gesenkt, die rechten gehoben, die Rückenflossen biegen links aus (Abb. 184 B). Dieselben Symptome erhält man, aber wesentlich schwächer, bei leiser Berührung der rechten hinteren Ampulle. Die während der Reizung bestehenden charakte-

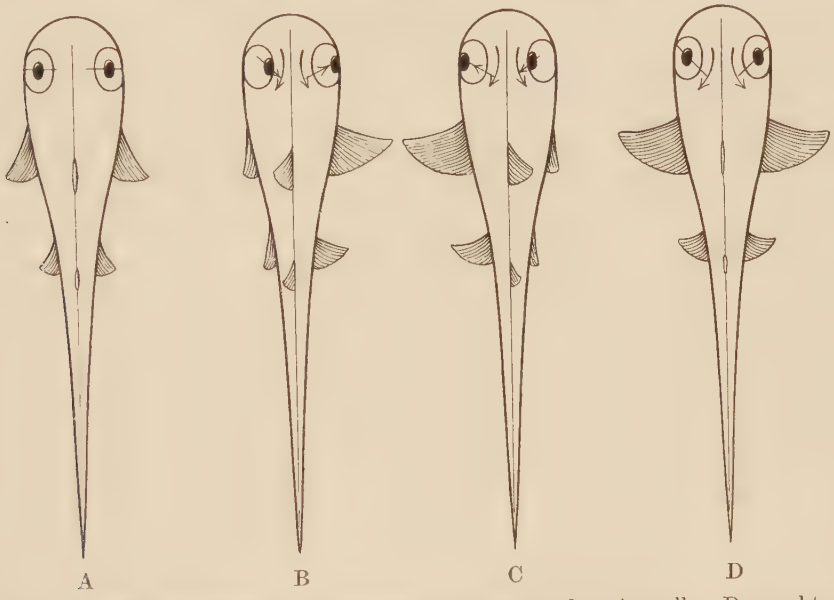


Abb. 184. A. Normalstellung. B. Druck auf die linke vordere Ampulle. Das rechte Auge geht bauchwärts, das linke rückenwärts, beide Augen rollen mit den oberen Polen nach hinten. Die linken Flossen werden gesenkt, die rechten gehoben, die Rückenflossen biegen nach links. C. Druck auf die rechte vordere Ampulle. Das rechte Auge geht rückenwärts, das linke bauchwärts, beide Augen rollen mit den oberen Polen nach hinten. Die linken Flossen werden gehoben, die rechten gesenkt, die Rückenflossen biegen nach rechts. D. Druck auf beide vorderen Ampullen gleichzeitig. Beide Augen rollen mit den oberen Polen nach hinten. Alle paarigen Flossen werden gehoben. Skizziert nach Versuchen von Lee an Galeus canis.

ristischen Stellungen entsprechen genau den Effekten, wie sie bei Neigung des Fisches um eine auf die Ebene des linken vorderen resp. rechten hinteren Bogenganges senkrechte Achse mit dem Kopfe abwärts erhalten werden. Ein Druck auf die *rechte vordere Ampulle* läßt das linke Auge tiefer, das rechte höher treten, zugleich beide mit den oberen Polen nach hinten rollen; die rechten paarigen Flossen gehen nach unten, die linken werden gehoben, die Rückenflossen nach rechts gewendet (Abb. 184 C). Denselben, aber wesentlich schwächeren Effekt macht leise Berührung der linken hinteren Ampulle. Die gleichen Stellungen ergeben sich auch, wenn der Fisch in der Ebene des rechten vorderen bzw. linken hinteren Bogenganges mit dem Kopf nach vorne unten geneigt wird. Druck auf *beide vorderen Ampullen* läßt beide Augen mit den oberen Polen nach hinten rollen, wobei die paarigen Flossen gehoben, die unpaarigen unverändert bleiben (Abb. 184 D). Leise Berührung beider hinterer Ampullen macht dasselbe, aber

schwächer. Die Symptome entsprechen einer Vorneigung des Fisches um seine transversale wagrechte Achse.

Druck auf die *linke hintere Ampulle* läßt beide Augen mit den oberen Polen nach vorne rollen, lenkt dabei das linke Auge nach oben, das rechte nach unten ab; die Rückenflossen biegen nach links aus, die linken paarigen Flossen werden gesenkt, die rechten gehoben (Abb. 185C). Dasselbe ist erreichbar durch leise Berührung der diagonalen (rechten vorderen) Ampulle (schwächer!) bzw. durch Neigung des Fisches in der Ebene des linken hinteren bzw. diagonalen rechten vorderen Bogenganges mit dem Kopfe nach oben. Druck auf die *rechte hintere Ampulle*[1]) läßt beide Augen mit dem oberen Pole nach vorne rollen, lenkt dabei das

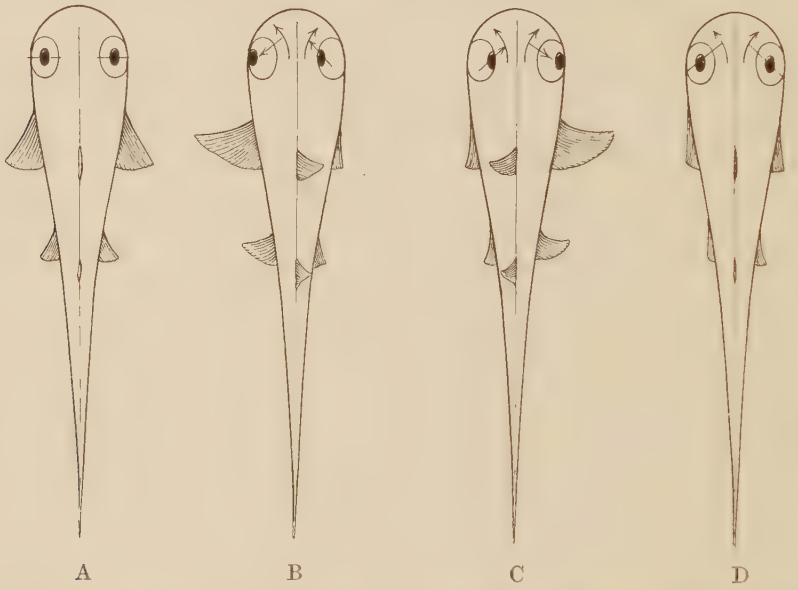


Abb. 185. A. Normalstellung. B. Druck auf die rechte hintere Ampulle. Das rechte Auge geht rückenwärts, das linke bauchwärts, beide Augen rollen mit den oberen Polen nach vorne. Die linken Flossen werden gehoben, die rechten gesenkt, die Rückenflossen biegen nach rechts. C. Druck auf die linke hintere Ampulle. Das rechte Auge geht bauchwärts, das linke rückenwärts, beide Augen rollen mit den oberen Polen nach vorne. Die linken Flossen werden gesenkt, die rechten gehoben, die Rückenflossen biegen nach links. D. Druck auf beide hinteren Ampullen gleichzeitig. Beide Augen rollen mit den oberen Polen nach vorne. Alle paarigen Flossen werden gesenkt. Skizziert nach Versuchen von Lee an Galeus canis.

linke nach unten, das rechte nach oben ab; die Rückenflossen biegen nach rechts aus, die rechten paarigen Flossen werden gesenkt, die linken gehoben (Abb. 185B). Denselben Effekt bewirkt (schwächer!) leichte Berührung der linken vorderen Ampulle bzw. Neigung des Fisches in der Ebene des rechten hinteren resp. diagonalen linken vorderen Kanals mit dem Kopfe nach oben. Gleichzeitiger Druck auf *beide hintere Ampullen* bringt beide Augen zur Rollung mit den oberen Polen nach vorne und die paarigen Flossen zur Abwärtsbewegung (Abb. 185D).

[1]) A. Bethe (Biol. Zentralbl. Bd. 14, S. 563. 1894) übte auf den rechten hinteren Bogengang des Hechtes mit einem eigens konstruierten pneumatischen Hammer einen Druck aus; dabei machte der Fisch eine Bewegung mit dem Kopfe nach links unten. Gleichzeitig trat Nystagmus des rechten Auges und Bewegung der rechten Brustflosse auf. Das verschwand bald; beim Zurückziehen des Hammers zeigten sich die entgegengesetzten Erscheinungen.

Ebendasselbe (aber schwächer!) bewirkt leise Berührung beider vorderer Ampullen oder Neigung des Fisches um seine wagrechte Querachse mit dem Kopfe nach oben.

Ein gleichzeitiger Druck auf die *vordere und hintere Ampulle derselben Seite* hat denselben Effekt wie eine Neigung des Fischkörpers um seine wagrechte Längsachse zur gereizten Seite. Findet der Druck beispielsweise links statt, so geht das linke Auge rücken-, das rechte bauchwärts, die rechten paarigen Flossen werden gehoben, die linken gesenkt, die Rückenflossen biegen nach links aus[1]) (Abb. 186 B).

Gleichzeitiges Drücken auf die *Ampullen je zweier diagonaler Kanäle* (des linken vorderen und rechten hinteren oder rechten vorderen und linken hinteren) bleibt erfolglos.

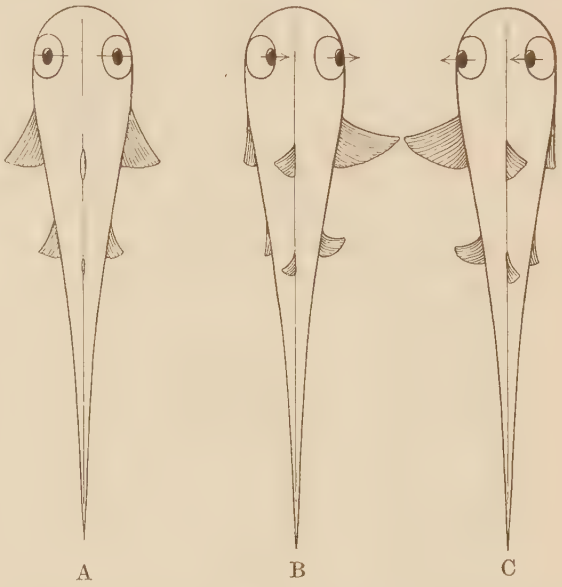


Abb. 186. A. Normalstellung. B. Gleichzeitiger Druck auf die linke vordere und hintere Ampulle. Das rechte Auge geht bauchwärts, das linke rückenwärts. Die linken Flossen werden gesenkt, die rechten gehoben, die Rückenflossen biegen nach links (entspricht einer Linksneigung). C. Gleichzeitiger Druck auf die rechte vordere und hintere Ampulle. Das rechte Auge geht rückenwärts, das linke bauchwärts. Die linken Flossen werden gehoben, die rechten gesenkt, die Rückenflossen biegen nach rechts (entspricht einer Rechtsneigung). Skizziert nach Versuchen von Lee an Galeus canis.

3. Gravitations- (Schwerkrafts-) Effekte. Reflexe der Lage oder Haltung (statische Reflexe).

α) *Bei normalen Fischen.*

Die Reflexe der Lage bestehen in (sog. tonischen) Dauerwirkungen auf fast alle Muskelgebiete des Körpers, wie speziell R. Magnus mit seinen Mitarbeitern im letzten Jahrzehnt an Säugern nachgewiesen hat. Sie bleiben so lange unverändert, als das Tier seine Lage im Raume in bezug auf die Schwerkraftrichtung beibehält. Bei Fischen äußern sie sich namentlich in charakteristischen Stellungen der Augen und Flossen, die bei Lagewechsel darauf abzielen, Augen- und Flossenhaltung im Raume unverändert zu lassen. Man nennt sie daher *kompensatorische Augen-* und *Flossenstellungen*. Jedoch ist die Kompensation keine vollkommene, Augen und Flossen gehen in wechselndem Ausmaße mit dem Körper mit.

Neigt man einen Fisch um seine wagrechte Längsachse zur Seite, so zeigen die Augen *Vertikaldivergenzen*, das unten befindliche Auge steht in der Orbita oben, rückenwärts, das oben befindliche unten, bauchwärts. Diese Vertikaldivergenzen nehmen bis zu einem konstanten Werte ab, es verschwindet — wie bereits

[1]) Es sei noch erwähnt, daß man nach Lee (Journ. of physiol. Bd. 17, S. 192. 1894) bei elektrischer Reizung des durchschnittenen Octavusstammes, je nachdem, welche Fasern vorzüglich getroffen werden, Effekte erhalten kann, wie sie der Reizung einzelner Ampullen entsprechen.

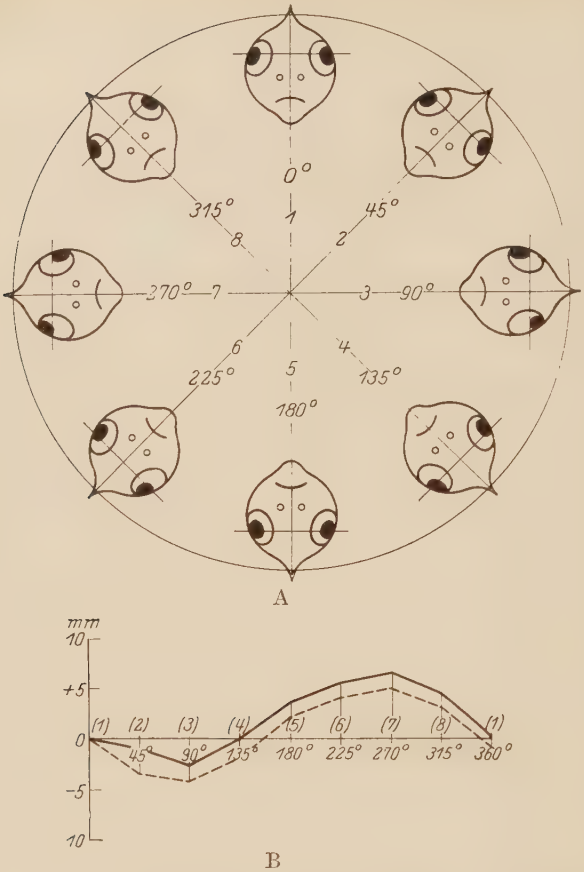


Abb. 187. Vertikaldivergenzen der Augen beim Karpfen in den verschiedenen Raumlagen bei Neigung des Fisches um seine wagrechte Längsachse. (Zum Teil modifiziert nach C. E. Benjamins.) A. Schematisch. B. Nach Messungen am rechten Auge beim Karpfen (- - - - -) und Barsch (———). Auf den Ordinaten sind die Abweichungen von der Normalstellung (1) in Millimetern (+ rückenwärts, — bauchwärts), auf der Abszisse die entsprechenden Raumlagen (s. A) eingezeichnet.

ausgeführt wurde — die dynamische Augendrehreflexkomponente, die bei jeder Drehung (Neigung) in verschiedener Stärke, je nach der Geschwindigkeit der Duktion, auftritt. Die kompensatorischen Augenstellungen bei Fischen waren teilweise bereits Breuer[1]) bekannt, wurden dann ausführlich von Loeb[2]), Lee[3]), Nagel[4]), Kubo[5]), Maxwell[6]) u. a. an verschiedensten Fischarten studiert[7]). Baginsky[8]) bezeichnete die Vertikaldivergenzen nach alten Beobachtungen Magendies an Kaninchen als Magendiesche Schielstellung, A. Tschermak[9]) später (mit Versuchen an Fischen, Kaninchen und Schafen) richtiger als Hertwig[10])-Magendiesche Schielstellung. Die quantitative Abhängigkeit der Vertikaldivergenzen von der Größe des Neigungswinkels untersuchte Benjamins[11]) messend am Barsch und Karpfen. Es gibt für jedes Auge zwei Maxima an Höhenabweichung, und zwar (schematisch!) bei einer Neigung von 90 und 270° (Stellung 3 und 7 in Abb. 187) aus der Normalstellung. In Stellung

[1]) Breuer, J.: Med. Jahrb. d. österr. Staat. 1875, S. 87 u. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 48, S. 195. 1891.

[2]) Loeb, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 49, S. 185 u. Bd. 50, S. 66. 1891.

[3]) Lee, F. S.: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 6, S. 508. 1892 u. Journ. of physiol. Bd. 15, S. 311 u. Bd. 17, S. 192. 1894.

[4]) Nagel, W. A.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 12, S. 331. 1896.

[5]) Kubo, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 115, S. 457. 1906.

[6]) Maxwell, S. S.: Journ. of gen. physiol. Bd. 2, S. 123 u. 349; Bd. 3, S. 157. 1920; sowie Science Bd. 53, S. 433. 1921.

[7]) S. auch M. Bartels: v. Graefes Arch. f. Ophth. Bd. 76, S. 1. 1910.

[8]) Baginsky, B.: Arch. f. Physiol. 1885, S. 253.

[9]) Tschermak, A.: Physiologie des Gehirns. Nagels Handb. d. Physiol. Bd. IV, 1. Teil, S. 1—206. 1905. S. auch C. Biehl (Beobachtungen am Pferd und Schaf): Arb. a. d. neurol. Inst. d. Wiener Univ. (Obersteiner) Bd. 14, S. 1. 1906.

[10]) Hertwig, H.: Dissertatio. Berlin 1827.

[11]) Benjamins, C. E.: Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 2, S. 536. 1918.

3 (90° Linksneigung) ist das linke Auge maximal dorsalwärts, das rechte maximal bauchwärts gewendet, in Stellung 7 (270° Links- oder 90° Rechtsneigung) umgekehrt. In den anderen Stellungen sind die Vertikaldivergenzen geringer, in der Rückenlage überhaupt keine vorhanden. Es handelt sich, wie aus den Photographien Benjamins hervorgeht, nicht um reine Höhenabweichungen, sondern auch um geringe und weniger konstante Seiten- und Rollungsabweichungen[1]).

Kompensatorische Rollungen um die Gesichtslinie erhält man an Fischen bei Neigungen um eine wagrechte Querachse (Loeb, Lee, Nagel, Lyon, Benjamins, Maxwell). Bei Neigung mit dem Kopfe nach unten rollen die oberen Hornhautpole nach rückwärts, umgekehrt bei Neigung mit dem Kopfe nach oben. Die Maxima (ca. 30°) sind beim Barsch und Karpfen in der Stellung Kopf oben bzw. unten erreicht (Benjamins). Die quantitativen Verhältnisse sind aus der Abb. 188 nach Benjamins ersichtlich. Nagel sah an Barschen bei Vorneigungen dauernde Rollungen bis zu 20°, bei Rückneigungen bis zu 10°; beim Hecht ergaben sich größere Werte, bei Cyprinus kleinere.

Auch hier handelt es sich nicht um reine Rollungen. Bei Stellung Kopf unten sind die Augen auch gegen den Rücken abgelenkt (Benjamins) bzw.

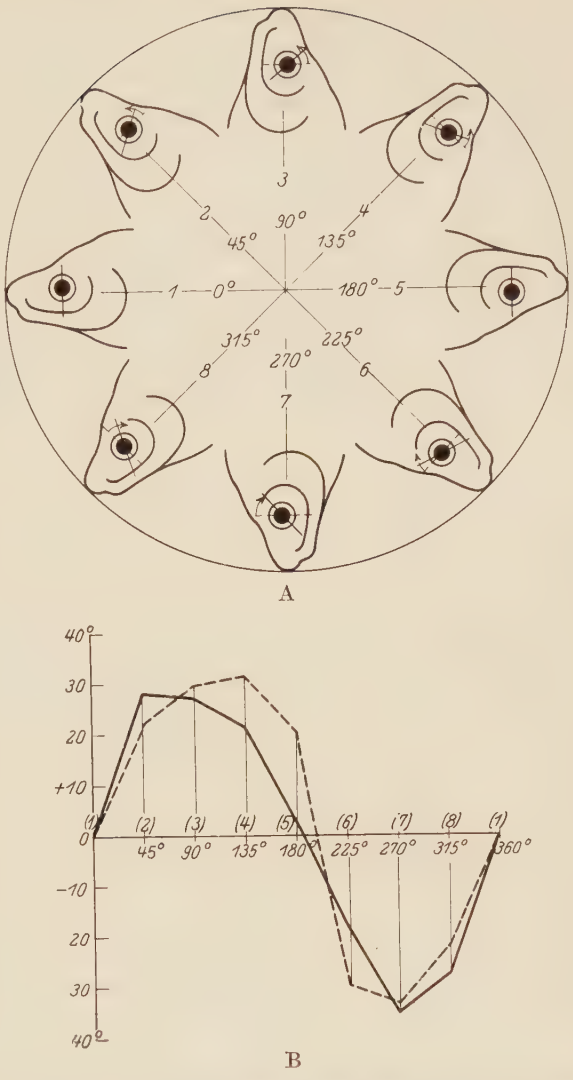


Abb. 188. Rollungen der Augen beim Karpfen in den verschiedenen Raumlagen bei Neigung des Fisches um seine wagrechte Querachse (nach C. E. Benjamins). A. Schematisch. B. Nach Messungen beim Karpfen (- - - -) und Barsch (——). Auf den Ordinaten sind die Abweichungen von der Normalstellung (1) in Graden (+ Rollung mit den oberen Polen nach vorne, − nach hinten), auf der Abszisse die entsprechenden Raumlagen (s. A) eingezeichnet.

[1]) Das Bestehen aller *kompensatorischen Augenstellungen* ist bei vielen (wenn nicht allen) Fischen weitgehend *abhängig von der Sauerstoffversorgung* (eigene Erfahrung, auch von Loeb gelegentlich erwähnt). Wird ein Hecht außer Wasser gehalten, so werden die kompensatorischen Augenstellungen sehr rasch schwächer, verschwinden bald völlig. Sie können geradezu als Indikator für Sauerstoffmangel dienen. Wird der Fisch ins Wasser zurückgebracht, oder werden in der gewöhnlichen Weise (Rohr im Mund) die Kiemen mit Wasser (gleichzeitiges Durchperlen mit Sauerstoff) durchspült, so kehren sie rasch zurück.

nach hinten gedreht (die weiße Sclera wird vorn mehr sichtbar, Lyon), umgekehrt bei Stellung Kopf oben.

Bei Neigungen um schiefe Achsen erscheinen kompensatorische Augenstellungen, die sich als Kombinationen von Rollungen und Vertikaldivergenzen leicht verstehen lassen.

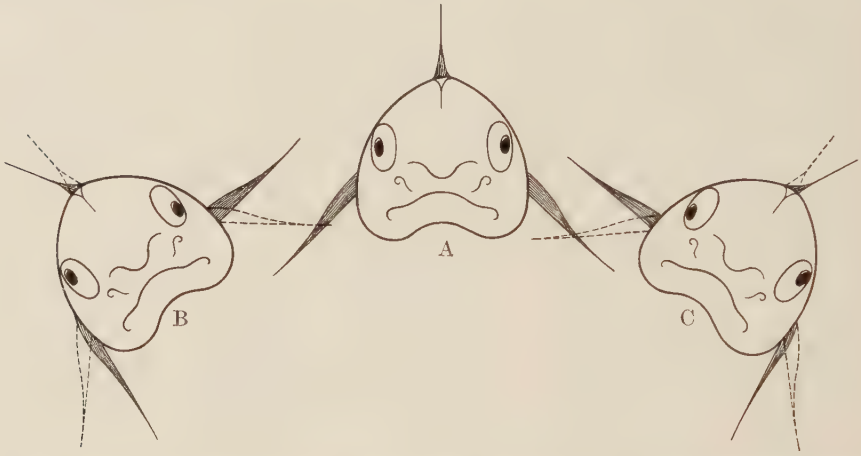


Abb. 189. Kompensatorische Flossen- (und Augen-) Stellungen an Galeus canis bei Neigung des Fisches um seine wagrechte Längsachse. A. Normalstellung. B. Neigung nach rechts. Die linken Brust- und Bauchflossen werden gehoben, die rechten gesenkt, die Rückenflossen biegen nach rechts aus. C. Neigung nach links. Die rechten Brust- und Bauchflossen werden gehoben, die linken gesenkt, die Rückenflossen biegen nach links aus. Skizziert nach Versuchen von Lee.

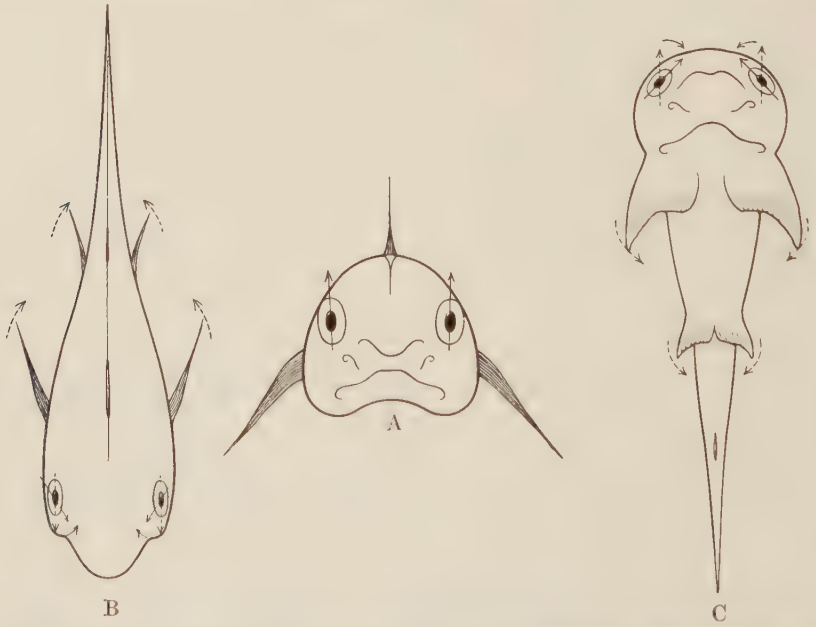


Abb. 190. Kompensatorische Flossen- (und Augen-) Stellungen an Galeus canis bei Neigung des Fisches um seine wagrechte Querachse. A. Normalstellung. B. Neigung nach vorne unten. Alle paarigen Flossen werden gehoben. C. Neigung nach hinten oben. Alle paarigen Flossen werden gesenkt.

Optische Einflüsse spielen bei dem Zustandekommen der kompensatorischen Augenstellungen an Fischen *keine Rolle*. Opticusdurchschneidung oder Verdeckung der Pupillarregion der Cornea mittels undurchsichtiger Scheibchen ändert nichts [Lyon, Parker[1]), Maxwell].

Die Kenntnis der *kompensatorischen Flossenstellungen* fußt hauptsächtlich auf Untersuchungen Lees an Galeus canis: dieser Fisch hat ein Paar Brust- und Bauchflossen, zwei Rückenflossen und eine Schwanzflosse. Liegt ein Galeus auf seiner linken Seite, so stehen die linke Brust- und Bauchflosse nach abwärts, die rechten nach aufwärts, die Rückenflossen sind nach links geneigt, und die Schwanzflosse ist leicht nach links ausgebogen. Umgekehrt, wenn ein Galeus auf der rechten Seite liegt (Abb. 189). Ist ein Galeus um seine wagrechte Querachse mit dem Kopfe nach unten geneigt, so sind alle paarigen Flossen dorsalwärts gewendet, umgekehrt bei Stellung Kopf oben. Die Medianflossen ändern ihre Stellung dabei nicht (Abb. 190). Genaue quantitative Verhältnisse wurden nicht erhoben.

β) Nach einseitiger Labyrinthexstirpation.

Die kompensatorischen Augen- und Flossenstellungen sollen in diesem Falle, wenn auch oft sehr geschwächt, erhalten sein. Genauere Untersuchungen fehlen.

γ) Nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation.

Abgesehen von ganz geringen Resten, speziell bei Neigungen um die Querachse, fehlen alle kompensatorischen Augen- und Flossenstellungen an labyrinthlosen Fischen. Die *kompensatorischen Stellungen* werden also *vom Labyrinthe ausgelöst.*

δ) Nach Entfernung (Verletzung) der Kanäle.

Nach Lyon[2]) und Maxwell[3]) sind die kompensatorischen Augen- und Flossenstellungen bei Mustelus canis trotz Entfernung aller 6 Kanäle mit den Ampullen restlos, wenn auch manchmal etwas geschwächt, erhalten. Daß sie langsamer zustande kommen als bei normalen Tieren (Maxwell), kann auf das Fehlen der sonst mitbeteiligten Drehreflexe oder die Schwere des Eingriffes überhaupt zurückgeführt werden.

Nach ein- oder doppelseitiger Durchschneidung des Nervenzweiges zur Ampulle des äußeren Bogenganges sind die kompensatorischen Augenstellungen unverändert. Nach Durchschneidung der Nervenzweige zu den vorderen Ampullen seien sie schwach und unbestimmt, bei Vorneigung des Kopfes überhaupt fehlend. Nach Durchschneidung der Nerven der hinteren Ampullen seien sie normal, nur fehlend bei Hebung des Kopfes [Lee[4])]. Durchschneidung der Nervenzweige der vorderen und hinteren Ampulle derselben Seite (Lee), Herausreißen der vorderen und hinteren Ampulle beiderseits (Lyon) oder Durchschneidung der Nerven zweier diagonaler Ampullen (Lee) ändert am Zustandekommen der kompensatorischen Augen- und Flossenstellungen nichts Wesentliches.

Aus diesen Untersuchungen erscheint die Auffassung gesichert, daß die *Bogengänge nicht der Auslösungsort der kompensatorischen Augen- und Flossenstellungen* sein können.

[1]) Parker, G. H.: Bull. Bureau of Fisheris Bd. 29, S. 43. 1909.
[2]) Lyon, E. P.: Americ. journ. of physiol. Bd. 3, S. 86. 1899.
[3]) Maxwell, S. S.: Journ. of gen. physiol. Bd. 2, S. 123. 1919.
[4]) Ob diesen beiden Beobachtungen Lees eine wesentliche Bedeutung beizumessen ist, erscheint recht zweifelhaft. Interessant ist, daß nach Durchschneidung eines vorderen oder hinteren Ampullarnerven bei Neigungen des Fisches um die Querachse neben den Rollungen auch Vertikaldivergenzen an den Augen auftreten sollen.

ε) Nach Entfernung der Otolithen.

Nach *einseitiger Entfernung* der Otolithen sind die kompensatorischen Augenstellungen erhalten [Loeb[1]) an Scyllium, Lee[2]) an Mustelus]. Beim Barsch und Karpfen sind sie herabgesetzt [Benjamins[3])].

Nach *doppelseitiger Otolithenentfernung* fehlen die kompensatorischen Augen- und Flossenstellungen vollkommen (Loeb). Lee behauptet, daß die „kompensatorischen Augenstellungen" (Mustelus canis) trotz doppelseitiger Otolithenauswaschung geschwächt erhalten seien, scheint jedoch durch Augendrehreflexe getäuscht worden zu sein[4]). Lyon[5]) entfernte bei Flundern den bis zu 1 cm im Durchmesser großen Otolithen beiderseits und fand dann die kompensatorischen Augen- und Flossenstellungen erhalten.

Diese Versuche beweisen nichts, Lyon exstirpierte nur die Sacculusotolithen, nicht auch die des Utriculus und der Lagena. Maxwell[6]) behauptete ursprünglich das gleiche wie Lyon, später aber berichtet[7]) er: „The removal of the large otolith of the sacculus has not effect whatever on these reactions (die kompensatorischen Augenstellungen); but if now, in addition, the small otolith of the recessus utriculi is removed the compensatory movements are at once abolished." Es wäre sonach der Utriculusotolith notwendig für die Auslösung der kompensatorischen Augenstellungen. Kubo[8]) beschreibt bestimmte Änderungen der kompensatorischen Augenstellungen in den verschiedenen Raumlagen nach Entfernung des saccularen resp. utricularen Otolithen. Benjamins kurzer Bericht über Otolithenentfernungen an Barschen und Karpfen lautet dahin, daß die tonischen Reflexe auf die Augenmuskeln (kompensatorischen Augenstellungen) nur von den Otolithenendstellen beeinflußt werden.

Ohne auf genauere Details einzugehen, kann man aus den genannten Ergebnissen schließen, daß die *kompensatorischen Augen- und Flossenstellungen Otolithenreflexe sind.* In dieser Meinung werden wir noch bestärkt durch die Resultate der mechanischen Reizungen an den Otolithenendstellen.

ζ) Mechanische Maculareizungen.

Lee kam durch Druck auf den Sacculus und Utriculus zu keinen einheitlichen Resultaten. Sehr schöne Untersuchungen machte Maxwell[9]), dem daran lag, die „Gleitrichtungshypothese" Breuers[10]) experimentell zu prüfen[11]): es ist von Wichtigkeit, daß die Experimente an den Otolithen nach Entfernung der Ampullen vorgenommen wurden. Zuerst wurde der Utriculusotolith freigelegt, und dann wurde mit einer Borste, die einen Wachsüberzug und darüber eine Wattelage bekam, ein leichter Druck auf den Otolithen an verschiedenen Stellen ausgeübt. Druck auf die rechte (laterale) Seite des rechten Utriculusotolithen, ebenso Druck auf die rechte (mediale) Seite des linken erzeugt eine Vertikaldivergenz der Augen, das rechte Auge tritt tiefer, das linke höher (entsprechend

[1]) Loeb, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 49, S. 175. 1891.
[2]) Lee, F. S.: Journ. of physiol. Bd. 15, S. 311. 1894.
[3]) Benjamins, C. E.: Ber. ü. d. ges. Physiol. Bd. 2, S. 176. 1920.
[4]) Daß dem wirklich so ist, beweisen Lees eigene Worte: „The compensation ceasing with the cessation of the body movement."
[5]) Lyon, E. P.: Americ. journ. of physiol. Bd. 3, S. 86. 1900.
[6]) Maxwell, S. S.: Journ. of physiol. Bd. 2, S. 133. 1919.
[7]) Maxwell, S. S.: Journ. of gen. physiol. Bd. 3, S. 157. 1920.
[8]) Kubo, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 115, S. 457. 1906.
[9]) Maxwell, S. S.: Journ. of physiol. Bd 3, S. 157. 1920.
[10]) Breuer, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 48, S. 195. 1891.
[11]) J. Kubo beobachtete direkt deutliche, wenn auch geringe Gleitungen der Otolithen mit freiem Auge an großen Exemplaren von Raja und Acanthias.

einer Linksneigung um die Längsachse). Den umgekehrten Effekt, entsprechend einer Rechtsneigung, macht Druck auf die linke (laterale) Seite des linken bzw. die linke (mediale) Seite des rechten Utriculusotolithen. Die Resultate (an Galeus canis gewonnen) waren konstant, ließen sich aber nicht oft wiederholen. Das wurde durch eine Verbesserung erreicht; ein kleines Wattekügelchen wurde auf den Otolithen gelegt und dort verschoben. Wurde es medial bzw. lateral gehalten, ergaben sich obige Resultate. Hielt man es nach vorne, so rollten beide Augen mit den oberen Polen nach vorwärts (entsprechend einem Erheben des Kopfes um seine Querachse), hielt man es nach hinten, so rollten beide Augen mit den oberen Polen nach rückwärts (entsprechend einer Vorneigung des Kopfes um eine Querachse). Die Augenstellung blieb so lange bestehen, als das Wattekügelchen in seiner Lage belassen wurde. Die an Rhinobatus[1]) gewonnenen und oft wiederholten Ergebnisse ließen sich auch an Mustelus, Rochen und Haien bestätigen. Maxwell versucht auch diese Ergebnisse theoretisch zu erklären, wobei er sich im Gegensatze zu den bisherigen Anschauungen befindet. Kubo kam bei Verschiebungen der Otolithen mittels eines Wattetupfers zu genau entgegengesetzten Resultaten am Rochen. Er fand auch charakteristische Augenstellungen bei Druck (Verschiebung) auf den Sacculusotolithen. Allerdings entfernte Kubo vor seinen Versuchen nicht die Ampullen, es erscheint daher ein Einfluß von Mitreizung der Ampullen nicht ausgeschlossen.

4. Effekte operativer Eingriffe.

a) Einseitige Totalexstirpationen oder Octavusdurchschneidungen.

Einseitig labyrinthlose, octavusdurchtrennte Fische liegen mehr oder weniger *zur operierten Seite geneigt*, wobei das Auge der operierten Seite nach unten und hinten, das andere nach oben und vorne abgelenkt ist. Die paarigen Flossen sind auf der operierten Seite rückenwärts, auf der anderen Seite bauchwärts flektiert, die Rückenflossen sind zur gesunden, die Schwanzflosse zur operierten Seite gewendet. Die Stellungen[2]) werden wochenlang beibehalten [Lee[3]) an Galeus canis, Manning[4]) am Goldfisch]. Ähnliches fand Loeb[5]) bei Scyllium, wo sich außerdem häufig noch eine Konkavkrümmung des Fischleibes zur operierten Seite ausbilden soll, so daß der Kopf fast den Schwanz berührt. Bethe[6]) sah dies an Perca fluviatilis, nicht an Scyllium. Bei Perca nimmt die Seitwärtsneigung allmählich bis zu einem gewissen Maximum zu; dies ist darauf zurückzuführen, daß infolge der kreisförmigen Einbiegung des Körpers die Schwimmblase allmählich nach der gesunden Seite abgedrängt wird. Sticht man die Schwimmblase an, so geht die Neigung stark zurück (Bethe). Eigenartigerweise bildeten sich die beschriebenen Symptome an Scardinius erythrophthalmus zur gesunden Seite aus (Bethe). Babák[7]) fand an Misgurnus (Cobitis

[1]) Die Effekte waren an Rhinobatus außerordentlich deutlich, obwohl die normalen kompensatorischen Augenstellungen bei diesen Tieren durchaus nicht so ausgesprochen sind wie etwa bei Mustelus.

[2]) Die Augen- und Flossenstellungen nach einseitiger Labyrinthexstirpation (rechts) entsprechen den kompensatorischen bei Neigung eines normalen Fisches zur Gegenseite (links) bzw. einem Übergewicht oder einer Reizung des unverschrten Labyrinthes der Gegenseite. Reizung des durchschnittenen Octavus hat den gegensätzlichen Effekt der Durchtrennung.

[3]) Lee, F. S.: Journ. of physiol. Bd. 15, S. 311 u. Bd. 17, S. 92. 1894.

[4]) Manning, F. B.: Journ. of exp. zool. Bd. 41, S. 5. 1924.

[5]) Loeb, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 49, S. 185 u. Bd. 50, S. 66. 1891.

[6]) Bethe, A.: Biol. Zentralbl. Bd. 14, S. 95 u. 563. 1894, sowie Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 76, S. 470. 1899.

[7]) Babák, E.: Věšt. V. Sjez. Čes. Přir. a. Lék. 1914, S. 398.

fossilis, Schlammpeitzger) nach rechtsseitiger Exstirpation den Körper nach rechts geneigt und konkav eingebogen, die Rückenflosse nach rechts gesenkt, die rechte Brust- und Bauchflosse an den Körper angezogen, die linken ausgespreizt. Die einseitig operierten Aale Ewalds[1]) neigten sich auch — besonders beim Schwimmen — zur operierten Seite; die Erscheinungen schwanden jedoch meist in 7 bis 12 Tagen. Ganz merkwürdige Veränderungen in der Haltung der einzelnen Körperabschnitte zueinander zeigen sich nach A. Fröhlich[2]) nach einseitiger Labyrinthexstirpation am Seepferdchen; die Tierchen verlieren aber dabei nie ihre aufrechte Haltung im Wasser, diese Lage ist infolge des Hochstandes der Schwimmblase die stabilste.

Einseitig operierte Fische zeigen eigenartige *Bewegungsstörungen*. Bald nach der Operation machen sie heftige *Rollbewegungen* um ihre Längsachse zur operierten Seite. Rollanfälle treten auch später während des ganzen Lebens auf, sie kommen ganz unvermittelt und können Minuten dauern. Sonst sind die Fische imstande, in ihrer geneigten Stellung vorwärts zu schwimmen (Lee an Galeus canis und Raja erinacea, Loeb an Scyllium canicula, Parker an Mustelus canis, Babak an Misgurnus, Bethe an Perca und Scyllium, Manning am Goldfisch). Beim Aal verschwinden die Rollbewegungen in 7—12 Tagen (Ewald). Hippocampus rollt nach Fröhlich fast dauernd um seine Längsachse. Fröhlich meint, die Ursache läge in der Schwächung gewisser Flossenmuskeln: schnitt er nämlich alle Flossen außer der linken Brustflosse ab, so rollte das Seepferdchen nach rechts, wie nach rechtsseitiger Labyrinthexstirpation.

Auch *Kreisbahnbewegungen* (Reitbahn-Manègebewegungen, Volten) zur operierten Seite kommen bei vielen Fischen vor.

Eine *Steigerung der Reflexerregbarkeit* auf Berührung wurde nach einseitiger Exstirpation des Labyrinths am Aal (Ewald) und am Seepferdchen beobachtet; letzteres macht bei Berührung besonders heftige Schwanzschläge, die auch spontan (am normalen Tier nie!) ganz unvermittelt auftreten. Überhaupt zeigt Hippocampus unter diesen Bedingungen häufig eine stundenlange Rastlosigkeit, die Tierchen schwimmen andauernd mit stetigen Rollungen um die Längsachse umher (Fröhlich). Ewald fand an Aalen ähnlich wie Gaglio[3]) nach Cocainisierung des Labyrinths eine erhebliche Abnahme der Muskelkraft.

b) Doppelseitige Totalexstirpationen oder Octavusdurchschneidungen.

Doppelseitig operierte Tiere *schwimmen* und bleiben im Wasser *in jeder Lage* liegen, sei es am Rücken, am Bauch oder auf der Seite, wenn nicht gerade eine bestimmte Lage (physikalisch) durch besondere Stabilität ausgezeichnet ist, wie dies z. B. bei Scardinius erythrophthalmus der Fall ist, der auch tot auf der rechten Seite liegt (Bethe). Kommen jedoch die Tiere auf den Boden des Aquariums, so nehmen sie gewöhnlich die Bauchlage ein, in der sie auch bei ständiger Fühlung mit dem Boden schwimmen können. Es handelt sich hierbei um sog. *Stellreflexe* auf *asymmetrische Berührungsreize*. Sonst ist das *Schwimmen unsicher, unbeholfen* und *schwankend*. *Rollbewegungen* um die Längsachse nach beiden Seiten treten ohne Bevorzugung einer bestimmten Richtung auf. Auch zu *Kreisbahnbewegungen* kann es kommen. Das Ergreifen der Nahrung ist häufig schwierig, im letzten Augenblicke schießen die Fische am Futter vorbei. Viele labyrinthlose Fische (Aal, Barsch, Rotauge) zeigen eine gewisse Bewegungsscheu (Lee, Bethe, Lyon, Ewald, Babák, Maxwell).

[1]) Ewald, V. F.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 116, S. 186. 1907.
[2]) Fröhlich, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 106, S. 84. 1905.
[3]) Gaglio G.: Arch. ital. de biol. Bd. 38, S. 383. 1903.

Bemerkenswert ist, daß Amphioxus, der noch keine Labyrinthanlage besitzt, im Wasser in jeder Lage schwimmt [Polimanti[1])].

Labyrinthlose Fische sollen schlaffe, kraftlose Muskeln aufweisen (Bethe, V. F. Ewald, A. Fröhlich). Ewald versuchte die Muskelschwäche an Aalen nachzuweisen, indem er an operierten und Kontrolltieren die Zugleistungen durch Ausdehnung eines Gummifadens bestimmte; es ergaben sich Differenzen zuungunsten der labyrinthlosen Fische.

c) Operationen an den Kanälen (Ampullen) oder den zugehörigen Nerven.

Die ersten Beobachtungen von Tomaszewicz[2]), von Kiesselbach[3]) an Karpfen und Schleien, von Sewall[4]) an Haien und Rochen, sowie von Steiner[5]) an Haien ergaben keine klaren Resultate. Cyon[6]) fand nach einseitiger Entfernung des Labyrinths (der zwei Bogengänge) bei Petromyzon Rollungen um die Längsachse, Manègebewegungen und Schwimmen in Kreisen (offenbar nach der operierten Seite). Nach Exstirpation der Kanäle beiderseits waren die Tiere noch träger wie sonst, schwammen erst auf Reize in jeder beliebigen Lage, führten dabei Rollungen und Kreisbewegungen nach beiden Seiten aus. Kreidls[7]) Haie (Scyllium, Catulus) schwammen nach Zerstörung der Bogengänge in Kreisen und führten auch Rollbewegungen aus, blieben jedoch nie auf dem Rücken liegen. Lee[8]) schnitt an Galeus canis die Nerven gesondert durch, die zu den Ampullen ziehen; bei einseitiger Durchschneidung ergab sich nach seinem Berichte dasselbe wie nach einseitiger Totalexstirpation bzw. Octavusdurchschneidung: typische Schiefhaltung des Tieres zur operierten Seite, Vertikaldivergenz der Augen, Roll- und Kreisbewegungen usw. Die Durchschneidung der Nerven aller 6 Ampullen sei einer doppelseitigen Labyrinthexstirpation (Octavusdurchschneidung) analog; so schwimmen diese Tiere nach Lee in jeder Lage, also auch auf dem Rücken. In der Deutung ist jedoch Lee äußerst vorsichtig.

Einen wesentlichen Fortschritt bedeuten die Ergebnisse Lyons[9]) und Maxwells[10]). Ersterer durchschnitt zuerst die zuführenden Nerven und riß dann die Ampullen heraus, letzterer beschränkte sich auf das Herausreißen. Nach Exstirpation aller 6 Ampullen machten die Fische (Mustelus canis) gelegentlich Rollbewegungen und Kreisbewegungen nach beiden Seiten, beim aufrechten Schwimmen schwankten sie nach beiden Seiten. Rückenlage wurde nie eingenommen.

Sehr interessant sind die Durchschneidungen (Ampullenexstirpationen) einzelner Kanäle oder Durchschneidungen der zuführenden Nervenzweige, wie sie speziell Lee[11]), Bethe[12]), Lyon und Kubo[13]) ausführten.

[1]) Polimanti, O.: Arch. f. Physiol. 1910, S. 129.
[2]) Tomaszewicz, A.: Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinthes. Inaug.-Dissert. Zürich 1877.
[3]) Kiesselbach, V.: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 18, S. 152. 1882.
[4]) Sewall, H.: Journ. of physiol. Bd. 4, S. 339. 1883.
[5]) Steiner, J.: Funktionen des Zentralnervensystems. II. Die Fische. Braunschweig: Vieweg 1888.
[6]) Cyon, C. v.: Ges. Physiol. Abhandl. S. 337. Berlin: Hirschwald 1888, und Ohrlabyrinth. Berlin: Julius Springer 1908.
[7]) Kreidl, A.: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Kl., Abt. III, Bd. 101, S. 469. 1892.
[8]) Lee, F. S.: Journ. of physiol. Bd. 15, S. 311. 1894.
[9]) Lyon, E. P.: Americ. journ. of physiol. Bd. 3, S. 86. 1899.
[10]) Maxwell, S. S.: Journ. of gen. physiol. Bd. 2, S. 123. 1919.
[11]) Lee, F. S.: Journ. of physiol. Bd. 15, S. 311 u. Bd. 17, S. 192. 1894.
[12]) Bethe, A.: Biol. Zentralbl. Bd. 14, S. 563. 1894.
[13]) Kubo, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 115, S. 457. 1906.

Bei Galeus canis teilt sich der Ramus anterior des Octavus in einen: 1. Ramus recess. utric., 2. Ram. ampull. anter. und 3. Ram. amp. ext., während der Ram. posterior 4 Verzweigungen aufweist: einen 1. Ram. sacc., 2. Ram. neglect. (Cristae quartae), 3. Ram. lagen. und 4. Ram. amp. post. Jeder Zweig läßt sich isoliert durchschneiden (Lee).

Nach einseitiger Durchschneidung des Nervenzweiges der äußeren Ampulle traten hie und da Verkrümmungen und Kreisbewegungen zur verletzten Seite auf. Nach beiderseitiger Durchschneidung dieses Nerven schwammen die Fische in Kreisen nach rechts oder links, sich oft schnell umwendend, besonders wenn man sie berührte (Lee).

Nach einseitiger Durchschneidung eines vorderen Ampullarnerven waren die Abnormitäten inkonstant; nach doppelseitiger Durchschneidung stand der Fisch im Wasser andauernd lotrecht mit dem Kopfe nach unten, schwamm auch in dieser Stellung den Boden ständig mit der Nase streifend. Die Augen zeigten dabei eine Dauerrollung mit den oberen Hornhautpolen nach vorn[1]) (Lee).

Nach einseitiger Durchschneidung eines hinteren Ampullarnerven ist nichts Besonderes zu sehen. Sind beide durchschnitten, so steht der Fisch lotrecht mit dem Kopfe nach oben im Wasser, die Schnauze schaut aus dem Wasser heraus. Es ist Neigung zu Purzelbäumen nach hinten vorhanden. Die Augen zeigen eine Dauerrollung mit den oberen Polen nach hinten[2]) (Lee).

Durchschneidung eines vorderen und hinteren Ampullarnerven derselben Seite kommt nach Lee einer gleichseitigen Octavusdurchschneidung fast gleich. Das Tier liegt auf der operierten Seite, macht nach dieser Seite Rollbewegungen. Das Auge der verletzten Seite ist nach unten abgelenkt, das andere gehoben. Die paarigen Flossen sind auf der operierten Seite gehoben, auf der anderen gesenkt.

Durchschneidung der Nerven zweier diagonaler Ampullen bewirkt, daß sich der Fisch beim Schwimmen von Seite zu Seite wirft. Auch Rollbewegungen kommen vor (Lee).

Lyon riß die vordere und hintere Ampulle beiderseits heraus: Rollungen um die Längsachse nach beiden Seiten waren die Folge.

d) Otolithenexstirpationen.

Einseitige Exstirpationen der Otolithen sollen einer gleichseitigen Octavusdurchschneidung fast entsprechen; wie dort trete Neigung zur operierten Seite mit den beschriebenen Augen- und Flossenstellungen in Erscheinung. Forcierte Roll- bzw. Kreisbewegungen sollen nicht vorkommen [Loeb[3]) an Scyllium canicula, Lee[4]) an Mustelus canis]. Nach Benjamins[5]) liegen Karpfen und Barsche sowohl nach Entfernung eines Sacculus- als auch Utriculusotolithen auf der operierten Seite; Krümmungen und Rollungen nach dieser Seite sollen vorkommen. Die Stellung der Augen ist in der Normalstellung des Fisches jedesmal charakteristisch verändert, wie, ist in der kurzen Mitteilung nicht ausgeführt.

Beiderseitige Otolithenentfernung kommt nach Loeb und Kreidl[6]) nach Erfahrungen an Haifischen einer Durchschneidung beider Octavi fast gleich[7]),

[1]) Diese Augenstellung entspricht einer Neigung des Fisches mit dem Kopfe nach oben.
[2]) Diese Augenstellung entspricht einer Neigung des Fisches mit dem Kopfe nach unten.
[3]) Loeb, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 49, S. 175. 1891.
[4]) Lee, F. S.: Journ. of physiol. Bd. 15, S. 311. 1894.
[5]) Benjamins, C. E.: Ber. ü. d. ges. Physiol. Bd. 2, S. 176. 1920.
[6]) Kreidl, A.: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Kl., Abt. III, Bd. 101, S. 469. 1892.
[7]) Ein gewisser Unterschied besteht natürlich; Entfernung der Otolithen auf der einen, Octavusdurchschneidung auf der anderen Seite erzeugt eine Vertikaldivergenz der Augen. Auf der durchschnittenen Seite steht das Auge tiefer, auf der anderen höher (Loeb).

Augen und Flossen befänden sich in normaler Stellung, jedoch schwimme das Tier in jeder Lage. Die von Lee operierten Tiere (Mustelus canis) konnten gewöhnlich in normaler Haltung schwimmen, aber diese Gleichgewichtslage war sehr labil. Wurden sie gejagt, so verloren sie das Gleichgewicht und schwammen auch mit Roll- und Kreisbewegungen.

III. Amphibien und Reptilien.

A. Anatomische Vorbemerkungen.

Das Labyrinth der *Amphibien* ist dem Fischlabyrinth im allgemeinen ähnlich gebaut, zeigt jedoch bereits einige Fortschritte. Die Bogengänge sind meist kurz und niedrig. Bei manchen Urodelen liegt die (Macula neglecta) Crista quarta (Benjamins) schon am Boden

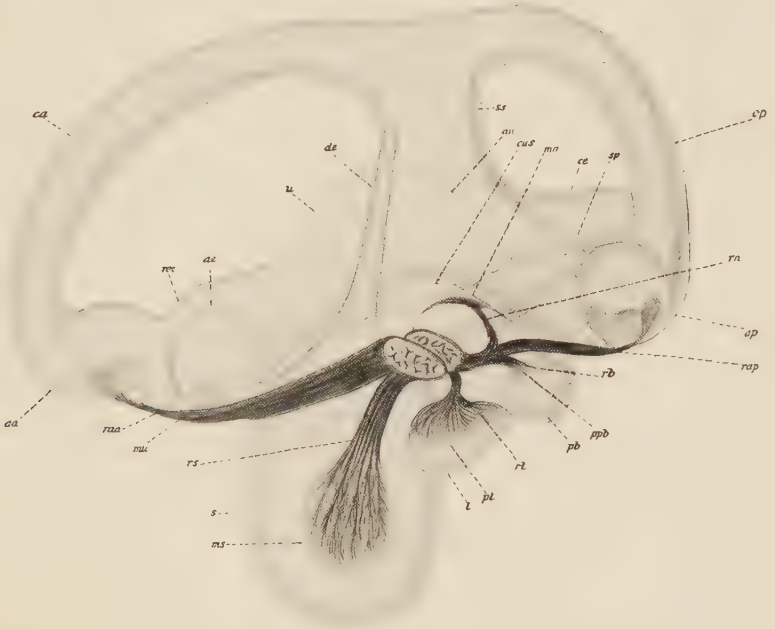


Abb. 191. Labyrinth von Rana esculenta nach G. Retzius. $p\,b$ = Pars basilaris cochleae; $p\,p\,b$ = Papilla basilaris; $r\,b$ = Ramus basilaris; $c\,u\,s$ = Canalis utriculo-saccularis; $s\,p$ = Sinus utric. post.; $a\,u$ = Apertura utriculi. Sonstige Bezeichnungen s. Abb. 179 u. 180, S. 800, 801.

des Utriculus. Bei den höheren Schwanzlurchen trennt sich von der Papilla lagenae bereits eine Papilla basilaris ab, die aber noch im Sacculus liegt. Bei den Anuren erst befindet sich die Papilla basilaris in einer besonderen Ausstülpung, von der Lagena völlig gesondert (Abb. 191). Außerdem tritt bei den Amphibien zum ersten Male ein Ductus perilymphaticus auf. Der Ductus endolymphaticus erweitert sich in der Schädelhöhle zu einem großen Saccus endolymphaticus; bei den Anuren verschmelzen beide und umgeben das ganze Hinterhirn mit einem Ringe. Ein dorsaler unpaariger Fortsatz zieht über das Rückenmark hin, seine Ausläufer sind die zu beiden Seiten des Rückenmarks liegenden Kalksäckchen. Beim Labyrinth der Gymnophionen (Cöcilier) ist der besonders große Sacculus mit seiner mächtigen halbmondförmigen Macula bemerkenswert.

Das Labyrinth der *Reptilien* ist durch seine besondere Ausbildung der Pars inferior gekennzeichnet. Bei Schlangen und Schildkröten ist der Sacculus meist sehr groß und steht durch eine kleines Foramen (Kanal) mit dem Utriculus in Verbindung. Die Lagena enthält eine Papilla basilaris und eine Papilla lagenae. Bei den Sauriern ist die Lagena meist sehr

groß. Bei den Krokodilen hat sich die Lagena mit der Pars basilaris zu einem langen spiraligen Gange entwickelt, dem Ductus cochlearis. Bei den Schlangen und Eidechsen findet sich auch zum ersten Male eine Fenestra rotunda.

Länge und Weite der häutigen Bogengänge (Ampullen) nach Biner Wulf[1]).

		Bogengänge			Ampullen		
		vordere	hintere	äußere	vordere	hintere	äußere
Rana esculenta . .	Länge in mm	3,6	3,2	4,5	0,88	0,92	0,99
	Weite in qmm	0,052	0,056	0,056	0,302	0,292	0,300
Testudo graeca . .	Länge in mm	3,5	3,2	2,5	1,13	1,30	1,06
	Weite in qmm	0,105	0,102	0,072	0,280	0,295	0,231

B. Funktionen des Vestibularapparates.

1. Dynamische Effekte. Reflexe auf „Duktionen", passive Bewegungen.

a) Reflexe bei „Zirkularduktionen" (passiven Rotationen).

α) Bei normalen Tieren.

Die Drehreflexe studierten Goltz[2]), Breuer[3]), A. Tomaszewicz[4]) an Fröschen, ebenso Schiff[5]), Steiner[6]) und Cyon[7]), an Froschlarven K. L. Schaefer[8]), Lyon[9]) an Fröschen, Loeb[10]) an Phrynosoma, Trendelenburg und Kühn[11]) an Eidechsen und Schildkröten, Mulder[12]) an Fröschen und Schildkröten, ebenso van Rossen[13]), Maxwell[14]) an Eidechsen, Wilson und Pike[15]) an Schildkröten, Steinmann[16]) bei Triton; Dusser de Barenne[17]) beschrieb beim Frosche einen neuen Drehreflex, Ivy[18]) beobachtete Augendeviationen. Herter[19]), Baurmann[20]), Greene und Laurens[21]) arbeiteten besonders an Larven von Anuren und Amblystoma.

Auf der Drehscheibe um eine dorsoventrale Achse in Rotation versetzte Frösche, Triton, Eidechsen und Schildkröten zeigen eine reflektorische Kopfdrehung („*Kopfdrehreflex*"), stets entgegen der Drehrichtung, z. B. bei Rechtsdrehung (im Sinne des Uhrzeigers) immer nach links, ganz gleichgültig, in welcher

[1]) Wulf, Biner: Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1901, S. 57.
[2]) Goltz, F.: Beiträge zur Lehre von den Funktionen der Nervenzentra. Berlin 1869.
[3]) Breuer, J.: Med. Jahrb. d. österr. Staates 1875, S. 87.
[4]) Tomaszewicz, A.: Inaug.-Dissert. Zürich 1877.
[5]) Schiff, M.: Ges. Beitr. z. Physiol. Bd. 3, S. 121. 1896.
[6]) Steiner, J.: Untersuchungen über die Physiologie des Froschhirns. Braunschweig: Vieweg 1885.
[7]) Cyon, E. v.: Ohrlabyrinth, spez. S. 77—94. 1908. Um zu zahlreiche unnötige Zitate zu vermeiden, wird hier nur auf die letzte Zusammenfassung Cyons Bezug genommen.
[8]) Schaefer, K. L.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 7, S. 1. 1894.
[9]) Lyon, E. P.: Americ. journ. of physiol. Bd. 3, S. 86. 1899.
[10]) Loeb, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 116, S. 368. 1907.
[11]) Trendelenburg, W. u. A. Kühn: Arch. f. Physiol. 1908, S. 160.
[12]) Mulder, W.: Quantitatieve betrekking tusschen prikkel en effect bij het statisch orgaan. Proefschrift, Utrecht 1908.
[13]) Rossem, A. van: Onderzoek. Physiol. Lab. Utrecht, V. Reihe, Bd. 9, S. 151. 1908.
[14]) Maxwell, S. S.: Americ. journ. of physiol. Bd. 29, S. 367. 1911/12.
[15]) Wilson, J. G. u. F. H. Pike: Proc. of the soc. f. exp. biol. a. med. Newyork Bd. 10, S. 81. 1913.
[16]) Steinmann, P.: Verhandl. d. naturforsch. Gesellsch. Basel Bd. 25, S. 212. 1914.
[17]) Dusser de Barenne, J. G.: Psychiatr. en neurol. bladen (Feestbundel Winkler) 1918.
[18]) Ivy: Journ. of comp. neurol. Bd. 31, S. 1. 1919.
[19]) Herter, K.: Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 19, S. 335. 1921.
[20]) Baurmann, M.: Klin. Monatsbl. f. Augenheilk. Bd. 66, S. 293. 1921.
[21]) Greene, F. W. u. H. Laurens: Americ. journ. of physiol. Bd. 64, S. 120. 1923.

Lage das Tier sich befindet, ob der Kopf der Peripherie oder dem Zentrum zugewendet ist oder auch eine Mittelstellung einnimmt [Steiner[1]), Lyon, Cyon, Gruenberg[2]), Mulder, Steinmann, Maxwell]. Mulder bestimmte die *Reflexzeit* des Kopfdrehreflexes an Fröschen mit ca. 0,3 Sekunden und fand sie unabhängig von der Rotationsgeschwindigkeit; hingegen soll die Ausschlagsgröße[3]) fast linear mit der Rotationsgeschwindigkeit wachsen, die Geschwindigkeit der Kopfbewegung aber im allgemeinen fast die gleiche sein. Bei der Schildkröte wurde eine Reflexzeit von 0,27 Sekunden gefunden. Untersuchungen Maxwells über die Reizschwelle ergaben, daß dieselbe unabhängig von der Zentrumdistanz des Tieres (Phrynosoma) ist; wenigstens ergaben sich bei 25 und 300 mm Abstand keine Unterschiede. Ein Einfluß der Zentrifugalkraft auf den Kopfdrehreflex erscheint sonach ausgeschlossen. A. van Rossem ermittelte an Fröschen die *Minimalbeschleunigung*, die notwendig ist, um einen Kopfdrehreflex auszulösen. Die Winkelgeschwindigkeit der in gleichförmiger Drehung sich befindenden Drehscheibe, auf welche die auf einer Korkplatte sitzenden Tiere plötzlich niedergelassen wurden, mußte mindestens 5 bis 10° pro Sekunde betragen. Der Kopfdrehreflex bleibt im allgemeinen während auch gleichförmiger Zirkularduktionen bestehen[4]), doch tritt bei manchen Tieren bei bestimmter Geschwindigkeit ein *Kopfnystagmus* auf, dessen schnelle Komponente immer dem Kopfdrehreflexe entgegen gerichtet ist. Ein solcher Kopfnystagmus wurde von Loeb an Phrynosoma, von Trendelenburg und Kühn an Lacerta agilis und Emys lutaria, von Greene und Laurens an Amblystoma punctatum beobachtet.

Der Kopfdrehreflex ist oft mit *charakteristischen Extremitätenstellungen* verbunden; Greene und Laurens beschreiben diese besonders genau an Amblystoma punctatum. Zeigt dieses beispielsweise bei einer Rechtsdrehung einen Kopfdrehreflex nach links, dann sind die linken Extremitäten angezogen und flektiert, die rechten extendiert und abduziert, und zwar am deutlichsten die vorderen Extremitäten. Nach eigenen Beobachtungen an Rana temporaria und esculenta mittels des Machschen Cyklostatten zeigen das auch diese Tiere. Steinmann hat das auch an Tritonen beobachtet, welche übrigens auch ihren Schwanz entgegen der Drehrichtung einkrümmen. Es handelt sich aber hierbei wohl nicht um eine direkte labyrinthäre Wirkung der Zirkularduktion, sondern um eine sekundäre Folge des Kopfdrehreflexes. Das geht daraus hervor, daß beim Amblystoma diese Extremitätenstellungen sofort verschwinden, wenn der Kopf beim Nystagmus in seine Normalstellung zurückgeführt wird. Herangezogen kann hier auch der Befund de Kleijns[5]) werden, der nachwies, daß die ähnlichen Extremitätenstellungen nach einseitiger Labyrinthexstirpation durch Gleichrichten des deviierten Kopfes zum Verschwinden gebracht werden. Daß es sich um von der *Halsmuskulatur* ausgelöste *Reflexe* handelt, bewies de Kleijn dadurch, daß nach Durchschneidung der cervicalen Hinterwurzeln 2 und 3 trotz Kopfschiefhaltung die Extremitäten in normaler Haltung bleiben.

Auch an den Augen gibt es Drehreflexe. Die konjugierte Augendeviation („*Augendrehreflex*"), die dieselbe Richtung wie der Kopfdrehreflex aufweist,

[1]) Steiner, J.: Zitiert auf S. 822.

[2]) Gruenberg, B. C.: Journ. of exp. zool. Bd. 4. 1907.

[3]) van Rossem sah an Emys orbicularis Kopfdrehreflexe bis zu 45°; war der Kopf eingezogen, so wurde er zu Beginn der Drehung ausgestoßen. Cyon behauptet dagegen, daß der Kopf in der Schale bleiben kann und dann keinen Drehreflex zeigt. Trendelenburg und Kühn sahen an Lacerta agilis Kopfdrehreflexe von 80—90°.

[4]) Nach van Rossem und Steiner soll jedoch bei gleichförmiger Drehung der Kopf (auch nach Großhirnexstirpation) in seine Normalstellung zurückgeführt und so gehalten werden können.

[5]) Kleijn, A. de: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 159, S. 218. 1914.

wurde von Ivy an Fröschen, von Trendelenburg und Kühn an Lacerta und Emys, von Bartels[1]) an Tripodonotus natrix bei Festhalten des Kopfes, von Greene und Laurens an Amblystoma nachgewiesen. Der Augendrehreflex nimmt bis zu einem bestimmten Ausmaße zu, um dann einer schnellen entgegengerichteten Nystagmusphase Platz zu machen; es tritt typischer *Drehnystagmus* auf, die schnelle Phase schlägt — allgemein gesprochen — in der Drehrichtung.

Ähnlich den Befunden Kreidls an Fischen sahen Goltz, Steiner, van Rossem u. a. bei relativ großer Geschwindigkeit der Drehung Frösche (Schildkröten) entgegen der Drehrichtung laufen (Greene und Laurens auch bei Amblystoma). Hingegen behauptet Cyon, daß Frösche im Wasser in der Drehrichtung schwimmen.

Dusser de Barenne hing Frösche an einem, durch den Oberkiefer gezogenen Faden auf und drehte sie damit um die Längsachse. Bei langsamer Rechtsdrehung wird das linke Hinterbein im Knie gestreckt, etwas abduziert und bauchwärts emporgehoben, die Zehen werden gespreizt; das rechte Hinterbein wird im Hüft- und Kniegelenke etwas gebeugt und rückenwärts gerichtet (Abb. 192).

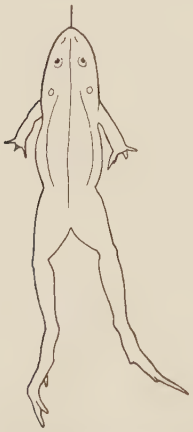


Abb. 192. Drehreflex auf die hinteren Extremitäten von Rana bei langsamer Linksdrehung um die lotrechte Längsachse. Rechtes Hinterbein im Knie gestreckt, abduziert und bauchwärts gehoben, linkes Hinterbein im Hüft- und Kniegelenk etwas gebeugt und rückenwärts gerichtet (nach Dusser de Barenne).

Es besteht kein Zweifel, daß bei Amphibien und Reptilien dynamische Reflexe auch durch Drehungen um nicht lotrechte Achsen ausgelöst werden können; offenbar infolge technischer Schwierigkeiten resp. schwieriger Beobachtungsmöglichkeit liegen darüber keine ausführlichen Untersuchungen vor. Außerdem kommen auch hier wieder — wie schon bei den Fischen bemerkt wurde — die gleichsinnigen kompensatorischen Stellungen des Kopfes, der Augen und Extremitäten in Betracht, die durch Veränderung der Körperlage zur Schwerkraftsrichtung hervorgerufen werden. Hierher gehörig sind Befunde, die Ach[2]) bei Drehung um die Längsachse von in Bauchlage gefesselten Eskulenten erhoben haben will. Wird ein solches Tier um die Längsachse um 90° rasch gedreht, daß dabei die rechte Körperseite gehoben wird, so soll nur das rechte Auge geschlossen werden, bei Hebung der linken Körperseite das linke Auge (*Lidreflex*); nur zuweilen werden beide Lider geschlossen. Im ersten Falle wird dabei nicht selten die linke Kopfseite, im zweiten die rechte Kopfseite gehoben, wenn die Drehung nicht zu rasch erfolgt. Bei Drehung um die Querachse nach vorn wird der Kopf gehoben, bei Drehung nach hinten der Kopf gesenkt. Ach erwähnt allerdings nicht, ob diese Kopfreflexe in der neuen Lage erhalten blieben (was nach eigenen Untersuchungen zum größten Teile der Fall ist, es sind also wohl hauptsächlich Reflexe der Lage, zum geringeren Teile dynamische) bzw. verschwinden oder wenigstens stark vermindert werden.

Bei ziemlich plötzlichem Anhalten einer Drehung treten in den meisten Fällen regelmäßige, wenn auch oft sehr träge *Nachreaktionen* auf, die den vorausgegangenen Drehreflexen entgegengerichtet sind, sonach im Sinne der Rotation erfolgen. Die Nachreaktionen verschwinden nach einer gewissen Zeit. Solche *Nachreaktionen des Kopfes* wurden an Urodelen (Amblystoma, Triton), Anuren,

[1]) Bartels, M.: v. Graefes Arch. f. Ophth. Bd. 80, S. 207 bzw. 236. 1911.
[2]) Ach, N.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 86, S. 122. 1901.

Eidechsen (Lacerta, Phrynosoma) und Schildkröten beobachtet; dabei kann man auch speziell an Eidechsen einen regelrechten *Kopfnachnystagmus* beobachten, die schnelle Phase schlägt dann entgegen der ursprünglichen Drehrichtung. Mit den Nachreaktionen des Kopfes können auch die oben beschriebenen, wahrscheinlich sekundär durch den Kopfdrehreflex bedingten charakteristischen Extremitätenstellungen verbunden sein. Auch Zirkelbewegungen (Laufen) in der ursprünglichen Drehrichtung kommt vor.

Ebensolche *Nachreaktionen* treten beim Stoppen der Zirkularduktion *an den Augen* auf; es zeigen sich konjugierte Augendeviationen in der ursprünglichen Drehrichtung. Trendelenburg und Kühn beschreiben bei Lacerta agilis, van Rossem bei Emys orbicularis, Bartels bei Tripodonotus auch einen *Augen-Nachnystagmus*.

Zu den Nachreaktionen gehören auch von Ach beobachtete Lidreflexe. Nach rascher Drehung eines gefesselten Frosches um seine Querachse sollen beide Augen geschlossen werden. Beim plötzlichen Anhalten einer Rotation um die lotrechte dorsoventrale Achse soll der Augenschluß immer nur an dem während der Drehung vorausgegangenen Auge erfolgen, also z. B. nach Rechtsdrehung am rechten Auge.

Daß bei den Drehreflexen dieser Tierklassen bereits *optische Einflüsse* eine nicht zu vernachlässigende Rolle spielen können, darauf wiesen schon Cyon und Schiff hin. Cyon zog seinen Fröschen leichte lederne Kappen über den Kopf[1]). Solche Frösche zeigten gar keine Drehreflexe; ebenso sollen nach Cyon am Rücken aufgebundene Frösche keine Drehreflexe zeigen[2]). Cyon folgert daraus die Unabhängigkeit der Drehreflexe vom Labyrinthe, da schon „der Ausschluß der Gesichtswahrnehmungen genügt, um die bekannten Kopfwendungen bei der Drehung nicht zum Vorschein kommen zu lassen". Die Unrichtigkeit dieser Auffassung bewies Breuer[3]), Loeb, Nagel[4]), Trendelenburg und Kühn, Greene und Laurens. Loeb experimentierte an dem besonders geeigneten, trägen Phrynosoma Blainvilii. Das Tier bleibt auf der Drehscheibe ruhig sitzen und schließt beim Berühren seiner Augen die Lider für mehrere Minuten. Bei Zirkularduktionen mit geschlossenen Augen zeigte sich nun, daß die Nachreaktionen durchwegs stärker ausfielen als die Drehreflexe, während bei offenen Augen gerade das Umgekehrte der Fall war. Der Schluß, daß also während der Rotation mit offenen Augen sich zu der labyrinthären eine optische Komponente infolge der Scheinbewegung der Außendinge bezüglich der Auslösung der Drehreflexe hinzuaddieren müsse, wurde durch folgende Versuche bestätigt. Rotationen von Phrynosoma mit offenen Augen in einem sich mitdrehenden, genügend hohen, grauen Zylinder, wodurch jede Scheinbewegung von Außenobjekten ausgeschlossen ist, ergaben schwache Drehreflexe und starke Nachreaktionen, also ebenso, als würde das Tier mit geschlossenen Augen rotiert. Umgekehrt konnte Loeb dadurch, daß er Papierstreifen mit vertikalen Linien nach links an dem Tiere vorbeibewegen ließ, im Prinzipe den gleichen Kopfdrehreflex und Kopfnystagmus auslösen wie bei einer Rechtsdrehung, wo bei offenen Augen dieselbe Scheinbewegung zustande kommt (bestätigt von Greene und Laurens). Trendelenburg und Kühn fanden dagegen an Lacerta agilis

[1]) Derartige Methoden sind, da sie allgemein reflexhemmend wirken können, im allgemeinen zu vermeiden.

[2]) Allerdings sah Cyon auch bei Drehung von Schildkröten in einem mitrotierenden, 1 m hohen schwarzen Zylinder „eine geringe, aber doch noch gut merkliche Kopfwendung", an Fröschen auch „eine ganz geringe seitliche Biegung des Kopfes". Doch spricht er dort von Abwehrbewegungen, welche die Tiere infolge des Drehschwindels zeigen sollen.

[3]) Breuer, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 68, S. 596. 1897.

[4]) Nagel, W. A.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 16, S. 392. 1898.

trotz Augenverschlusses mit Kollodiumhäutchen keine bemerkenswerten Änderungen der Drehreflexe und Nachreaktionen; es hängt die Bedeutung der optischen Einflüsse also offenbar von der Tiergattung ab.

Interessant und wichtig für die Beurteilung der Genese der Drehreaktionen bzw. Nachreaktionen sind die Befunde K. L. Schaefers, K. Herters[1]) an *Anurenlarven* und von Greene und Laurens an *Larven* von *Amblystoma*. Schaefer ließ ältere Kaulquappen auf einer Pappschachtel am Boden oder einer Seitenwand etwas antrocknen, drehte sie dann und warf sie nach dem Anhalten durch Umkippen der Schachtel ins Wasser. Waren sie um eine dorsoventrale Achse gedreht worden, dann schwammen sie in Kreisen im Sinne der ursprünglichen Drehrichtung, waren sie um die Längsachse gedreht worden, führten sie Rollbewegungen im Sinne der vorausgegangenen Drehung aus. Ähnliche Befunde[2]) erhob mit etwas verfeinerter Methodik Herter, der noch speziell darauf hinweist, daß die Regel: Schwimmen in der Drehrichtung nach dem Anhalten nur dann gilt, wenn die Tiere in derselben Lage ins Wasser gebracht werden, als sie gedreht wurden. Wird aber eine Larve in Bauchlage gedreht und dann in Rückenlage ins Wasser gebracht oder umgekehrt, dann schwimmt sie entgegen der Drehrichtung. Im übrigen ist es vollkommen gleichgültig, welche Lage die Kaulquappe bei der Rotation in bezug auf die Drehachse hat, ob Kopf oder Schwanz vorausgeht u. dgl. Diese Reaktionen treten erst bei einem gewissen Entwicklungszustand der Larven ein, während sie bis dahin vollkommen fehlen. Schäfer sagt, daß er sie erst am 16. Tage mit Sicherheit beobachten konnte. Herter, der die Länge der Kaulquappen zur Beurteilung des Entwicklungszustandes für maßgeblicher hält, fand bei Bombinator, Pelobates, Hyla, Bufo und Rana die ersten Spuren bei einer Länge von 9 bis 12 mm. Im allgemeinen kam Herter zu denselben Resultaten wie Schäfer, daß nämlich die Nachreaktionen erst auftreten, wenn sich vom Hörbläschen die horizontalen Bogengänge deutlich abgeschnürt haben. Greene und Laurens drehten ihre Amblystomalarven in einer kleinen Schüssel mit wenig Wasser; sie schwammen während der Rotation entgegen, nach dem Anhalten in der Drehrichtung. Jedoch zeigten nur Larven, die über 20 mm Länge hatten, diese Erscheinungen. Schwimmen entgegen der Drehrichtung stellte auch Steinmann[3]) an Larven von Rana fusca und Triton fest.

β) Bei einseitig labyrinthlosen Tieren.

Schiff[4]) fand, daß Frösche nach rechtsseitiger Octavusdurchschneidung bei Linksdrehung in Schachteln mit hohen Rändern nur Drehreflexe aber keine Nachreaktionen zeigen, bei Rechtsdrehung dagegen keine Drehreflexe, sondern nur Nachreaktionen. A. van Rossem[5]) bestätigte diesen Befund nach einseitiger Labyrinthexstirpation nach der Schraderschen[6]) Methode. Ewald[7]) dagegen schreibt, daß Drehreflexe und Nachreaktionen immer, wenn auch zuweilen wesentlich schwächer, vorhanden seien. Offenbar hat Ewald, was aus seiner Beschreibung nicht ersichtlich ist, die Frösche im Cyklostatten entgegen den obigen beiden Autoren ohne sich mitdrehenden Zylinder rotiert, worauf wahrscheinlich die verschiedenen Resultate zurückzuführen sind.

[1]) Weitere Literatur über diesen Gegenstand (A. Schaper, P. Steinmann, G. L. Streeter usw.) s. K. Herter: Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 19, S. 335. 1921.

[2]) Baurmann will an Larven von Rana esculenta auch Augendrehreflexe und Nachreaktionen beobachtet haben.

[3]) Steinmann, P.: Verhandl. d. naturforsch. Gesellsch. Basel Bd. 25, S. 212. 1914.

[4]) Schiff, M.: Ges. Beitr. z. Physiol. Bd. 3, S. 121. 1896.

[5]) Rossem, A. van: Onderzoek. Physiol. Lab. Utrecht. V. Reihe, Bd. 9, S. 151. 1908.

[6]) Schrader, M. E. G.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 41, S. 75. 1887.

[7]) Ewald, J. R.: Nervus octavus. Wiesbaden: Bergmann 1892.

Nach Trendelenburg und Kühn[1]) ergeben sich bezüglich der Drehreflexe und Nachreaktionen nach einseitiger Labyrinthexstirpation an Lacerta agilis und Emys lutaria bemerkenswerte Unterschiede, ob die Tiere mit geschlossenen Augen bzw. bei mitrotierendem Papierzylinder oder offenen Augen resp. stehendem Gesichtsfelde gedreht werden. Die Resultate sind aus folgender Tabelle ersichtlich[2]). (Siehe auch Abb. 193.)

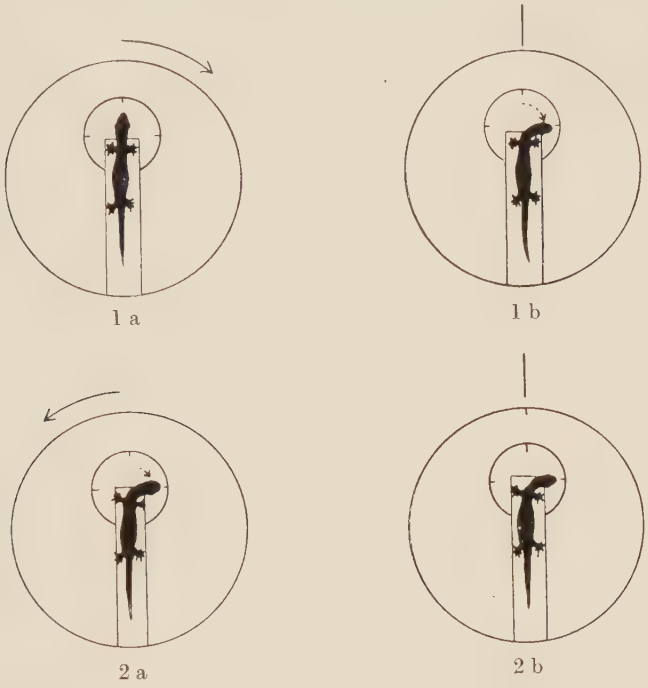


Abb. 193. Drehreflexe von Lacerta agilis — nach rechtsseitiger Labyrinthexstirpation — mit verschlossenen Augen. 1. Rechtsdrehung, 2. Linksdrehung; *a* während der Drehung, *b* nach dem Anhalten (nach Trendelenburg und Kühn).

Kopf- (Augen-) Drehreflexe (Nystagmus) und Nachreaktionen (Nachnystagmus) nach rechtsseitiger Labyrinthexstirpation bei Lacerta agilis und Emys lutaria.

Drehrichtung	Kopf- (Augen-) Drehreflex	Nystagmus		Kopf- (Augen-) Nachreaktion	Nachnystagmus	
		Kopf	Augen		Kopf	Augen
I. Bei geschlossenen Augen resp. mitrotierendem Papierzylinder.						
nach rechts . .	fehlt	fehlt	fehlt	vorhanden	vorhanden	vorhanden
nach links . . .	vorhanden	vorhanden	vorhanden	fehlt	fehlt	fehlt
II. Bei offenen Augen resp. stehendem Gesichtsfelde.						
nach rechts . .	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden
nach links . . .	vorhanden	vorhanden	vorhanden	fehlt	fehlt	fehlt

[1]) Trendelenburg, W. u. A. Kühn: Arch. f. Physiol. 1908, S. 160.

[2]) Es sei bemerkt, daß bei Lacerta agilis infolge der großen Ausdehnung des Gesichtsfeldes ein Drehen mit einem Papierzylinder von den Autoren unterlassen wurde, die Tiere nur mit geschlossenen resp. offenen Augen gedreht wurden. Die Augenbewegungen in der Tabelle beziehen sich deshalb nur auf die Schildkröten, da sie bei den Eidechsen — als zu wenig ausgeprägt — von den Autoren nicht genauer untersucht wurden.

Emys lutaria und Lacerta agilis verhalten sich also nach Trendelenburg und Kühn bei geschlossenen Augen bzw. sich mitdrehendem Gesichtsfeld wie Frösche, das heißt, geht bei der Drehung die labyrinthlose Seite voran, dann gibt es keine Drehreflexe, sondern nur Nachreaktionen und umgekehrt. Optische Einflüsse bei Zirkularduktionen mit offenen Augen (stehendem Gesichtsfelde) machen sich nur insofern geltend, als bei Drehung mit der labyrinthlosen Seite voran auch Drehreflexe des Kopfes und der Augen auftreten, während bei Drehung mit der gesunden Seite voran keine Änderung auftritt. Damit sind die Ergebnisse van Rossems an Emys orbicularis nicht ganz in Einklang zu bringen. Nach rechtsseitiger Labyrinthausschaltung durch Einbringen von Arsenikpasta in die Ohrhöhle fand er nämlich, daß durch Rechtsdrehung (labyrinthlose Seite voran) die durch die Labyrinthausschaltung hervorgerufene dauernde Rechtsdrehung des Kopfes vermindert, häufig ganz aufgehoben wird, so daß der Kopf geradeaus steht; beim Anhalten dagegen wurde der Kopf stärker rechtsgedreht. Während einer Linksdrehung (gesunde Seite voran) nahm die Kopfdrehung zu, beim Anhalten verschwand sie eine Zeit lang völlig. Gedreht wurde in einer Schachtel mit 1 dm hohem Rande. Hieraus ergibt sich, daß also ein *Labyrinth Drehreflexe nach beiden Seiten,* wenn auch *in verschiedener Stärke auslösen kann.* Es läßt sich aber keine bestimmte Regel für Tierklassen aufstellen, sondern es müssen die einzelnen Gattungen und Arten gesondert berücksichtigt werden. Dafür sprechen auch die Resultate von Greene und Laurens[1]) an Amblystoma punctatum. Während einer Rotation mit offenen Augen und der exstirpierten Seite voran (also z. B. Rechtsdrehung nach rechtsseitiger Exstirpation, Kopf zur Peripherie gerichtet) tritt entweder gar kein Drehreflex oder nur ein sehr schwacher zur gesunden (linken) Seite auf; kommt er zustande, dann ist oft eine starke Nystagmuskomponente auffallend. Der Kopf verweilt in der Nystagmusstellung meist einige Sekunden, wobei z. B. in unserem Falle die rechten Extremitäten flektiert und angezogen, die linken abduziert und extendiert sind. Es treten hingegen heftige Nachreaktionen beim Anhalten auf, die bis zum Auftreten von Kreisbewegungen in der ursprünglichen Drehungsrichtung führen. Aber bei einer Rotation mit offenen Augen und der gesunden Seite voran (also z. B. einer Linksdrehung nach rechtsseitiger Exstirpation) treten starke Kopfdrehreflexe zur exstirpierten (rechten) Seite mit den typischen Beinstellungen auf; ist dabei ein Kopfnystagmus überhaupt vorhanden, dann ist er sehr gering. Der Augendrehreflex ist bei Rotation mit der labyrinthlosen Seite voran schwächer als umgekehrt; nach dem Stoppen ersterer schnappen die Augen sofort in ihre Normalstellung zurück, während sie nach letzterer in ihrer Deviation noch einige Zeit verharren. Wurden die Tiere in einem mitrotierenden trüben Zylinder gedreht, dann zeigten sich während einer Zirkularduktion mit der labyrinthlosen Seite voran meist gar keine oder nur sehr schwache Drehreflexe, hingegen sehr starke Nachreaktionen beim Anhalten, die bis zum Umfallen führten. Bei Rotation mit der gesunden Seite voran waren die Drehreflexe stark, aber immerhin schwächer als bei stehendem Gesichtsfelde mit offenen Augen; die Nachreaktionen fehlten meist oder waren nur sehr gering. Augendrehreflexe waren während der Drehung immer sehr schwach, die Nachreaktionen deutlich. Im allgemeinen stimmen also alle derartigen Untersuchungen überein.

Nach Herter[2]) zeigen halbwüchsige Anurenlarven, denen die Hörblase auf der einen Seite noch vor deren Funktionsbeginn entfernt wurde, in dem Stadium, wo das übriggebliebene Labyrinth bereits funktioniert, nach der Drehung um eine dorsoventrale Achse nur dann Schwimmen in der ursprünglichen Dreh-

[1]) Greene, W. F. u. H. Laurens: Americ. journ. of physiol. Bd. 64, S. 120. 1923.
[2]) Herter, K.: Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 19, S. 335. 1921.

richtung, wenn die Rotation mit der labyrinthlosen Seite voran erfolgte. Infolge der spontanen Rollbewegungen solcher Tiere war jedoch die Beobachtung oft sehr erschwert. Bei älteren Larven mit schon langen Hinterbeinen und bei kleinen metamorphosierten Anuren gab es solche Schwimmbewegungen — allerdings wesentlich schwächer —, auch wenn die Drehung mit der gesunden Seite voran erfolgt war. Ähnlich, wenn eine einseitige Labyrinthzerstörung des bereits funktionierenden Labyrinths gemacht worden war.

γ) An doppelseitig labyrinthlosen Tieren.

Nach Cyon sollen bei labyrinthlosen Fröschen noch Kopfdrehreflexe auftreten, die allerdings immer schwächer ausfallen als am normalen Tier; solche Tiere sollen im Wasser gedreht häufig gegen die Drehrichtung schwimmen. Nach dem Anhalten sah Cyon aber nie eine Nachreaktion des Kopfes auftreten, doch sollen die Tiere dann — speziell nach längeren Drehungen — häufig heftige Manègebewegungen oder Sprünge in die Höhe mit Herumpurzeln ausgeführt haben. Es ist zweifelhaft, ob bei Cyons Fröschen die Labyrinthexstirpation immer eine vollständige war, da bei diesen Tieren nach seiner eigenen Beschreibung wenigstens zeitweise Kopfwendungen auftraten. Steiner[1]) will nach doppelseitiger Octavusdurchschneidung und Großhirnwegnahme bei Fröschen keine Änderungen bezüglich des Kopfdrehreflexes gegenüber dem Verhalten normaler Tiere auf der Drehscheibe gesehen haben. Dem widersprechen die wohl richtigen Befunde Schraders[2]) und Laudenbachs[3]), die bei labyrinthlosen Fröschen gar keine Drehreflexe und Nachreaktionen finden konnten; van Rossem ergänzte diese Ergebnisse insofern, als er die Frösche noch mit einem umgebenden, undurchsichtigen Zylinder, also unter Ausschluß optischer Eindrücke, drehte und dann nur während der Rotation geringe Spuren von Kopfdrehreflexen konstatierte, ebenso bei Emys orbicularis. Trendelenburg und Kühn beobachteten an labyrinthlosen Exemplaren von Lacerta agilis bei Zirkularduktionen mit offenen Augen (stehendem Gesichtsfelde) noch ausgiebige Drehreflexe des Kopfes bis zu 80 bis 90°, evtl. auch Kopfnystagmus, an Emys lutaria dagegen nur ganz geringe Kopfdrehreflexe mit seltenen und unregelmäßigen Nystagmusschlägen.

Daß es sich hierbei zweifellos um optische Reaktionen handelt, beweist, daß bei Drehung mit geschlossenen Augen resp. in einem mitrotierenden undurchsichtigen Zylinder die Tiere, abgesehen von unregelmäßigen Hinundherbewegungen, vollkommen ruhig blieben. Nachreaktionen wurden in keinem Falle beobachtet. Auch Greene und Laurens fanden am doppelseitig labyrinthexstirpierten Amblystoma keine Drehreflexe und Nachreaktionen. Der oben beschriebene Drehreflex Dusser de Barennes[4]) an den hinteren Extremitäten des Frosches ist nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation verschwunden.

Herter berichtet, daß auch doppelseitig labyrinthlose Anurenlarven und junge Anuren gar keine Reaktionen während und nach Zirkularduktionen erkennen lassen. Damit stimmt auch die Tatsache, daß Anurenlarven in ihren frühesten Entwicklungsstadien dasselbe Verhalten aufweisen, wo die Labyrinthanlage als noch nicht funktionsfähig bezeichnet werden muß.

Da also nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation alle oben beschriebenen, bei Drehung mit geschlossenen Augen bzw. mit mitrotierendem Gesichsfelde, auftretenden *Drehreflexe* verschwinden, ist an deren *labyrinthären Genese* nicht zu zweifeln. Bei Drehung mit offenen Augen bzw. stehendem Gesichtsfelde

[1]) Steiner, J.: Physiologie des Froschhirns. Braunschweig: Vieweg 1885.
[2]) Schrader, M. E. G.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 41, S. 75. 1887.
[3]) Laudenbach, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 77, S. 311. 1899.
[4]) Dusser de Barenne, J. G.: Psychiatr. en neurol. bladen (Feestbundel Winkler) 1918.

können die Drehreflexe, offenbar infolge auftretender Scheinbewegungen der Außendinge, verstärkt werden. Die Nachreaktionen sind aber alle — wenigstens nach vorausgegangenen Drehungen von mäßiger Geschwindigkeit — rein labyrinthogen[1]).

b) Reflexe bei „Linearduktionen" (Progressivbewegungen).

α) *Bei normalen Tieren.*

Nach Ach[2]) sollen Frösche (Eskulenten) bei relativ raschen Aufwärts-, besser bei Abwärtsbewegungen beide Augen schließen; häufig tritt dieser Augenschluß erst beim Anhalten der Bewegung auf. Nach Bewegungen in der Wagrechten mit größerer Geschwindigkeit (rechts-links, vorne-hinten) kommen diese *Lidreflexe* auch vor. Diese Beobachtungen Achs kann ich im allgemeinen (auch bei Temporarien) bestätigen, nur erscheinen diese Lidreflexe durchaus nicht regelmäßig, bei manchen Tieren fehlen sie völlig.

Setzt man einen Frosch in ein Becherglas und bewegt ihn nach aufwärts, so beugt das Tier beim Beginne der Bewegung seinen Kopf nach unten und flektiert die vorderen Extremitäten stärker [M. H. Fischer[3])]; beim Anhalten ist eine deutliche Nachreaktion sichtbar, der Kopf wird erhoben, die Vorderbeine werden gestreckt. Bei bzw. nach Abwärtsbewegungen ist es gerade umgekehrt. Dasselbe konnte auch an einem Exemplar von Testudo graeca nachgewiesen werden.

Graham Brown[4]) untersuchte den Einfluß von Bewegungen auf die Atmung des Frosches. Es handelt sich dabei allerdings nicht um reine Linearduktionen, denn der Rektostatt (Ewald) gestattet nur Drehungen mit einem Hebel von allerdings 270 cm Länge. Bei normalen Tieren zeigte sich nach Aufwärts- bzw. Abwärtsbewegungen eine Zunahme des Lungendruckes und ein Aussetzen der groben Atembewegungen für längere Zeit.

β) *Bei labyrinthlosen Tieren.*

Nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation fehlt der oben beschriebene Reflex des Kopfes und der Beine sowie die Nachreaktion bei Auf- bzw. Abwärtsbewegungen (M. H. Fischer). Die Kopfbeugung bzw. Erhebung ist also vom Labyrinthe ausgelöst; bei der Flexion resp. Extension der Vorderbeine können auch Halsreflexe eine Rolle spielen. Bei labyrinthlosen Fröschen wird durch Auf-Abwärtsbewegungen die Atmung nicht mehr beeinflußt (Graham-Brown).

γ) *Nach einseitiger Labyrinthexstirpation.*

Kopf- und Beinreflexe sind geschwächt erhalten. Die Beeinflussung der Atmung ist geringer und kürzerdauernd.

δ) *Nach Entfernung der Otolithen.*

Die vorliegenden Untersuchungen sind nicht beweiskräftig; es fehlt die genaue Kontrolle der Laesion. Der Einfluß auf die Atmung war bei Graham Browns Versuchen wechselnd, er war deutlich und langdauernd, gering oder fehlte. Die Lidreflexe sollen nach Ach bei Linearduktionen im Falle doppelseitiger Otolithenentfernung entweder fehlen oder sehr bedeutend abgeschwächt sein. Nach einseitiger

[1]) Speziell nach Drehungen mit größerer Geschwindigkeit erscheint ein Einfluß optischer Nachreaktionen nicht sicher ausgeschlossen.

[2]) Ach, N.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 86, S. 122. 1901.

[3]) Fischer, M. H.: Unveröffentlichte Versuche.

[4]) Graham Brown, Th.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 130, S. 193. 1909.

Otolithenauswaschung sollen die Lidreflexe eigenartige Modifikationen erfahren. Ach glaubt schließen zu können, „daß die Otolithen mit dem Lidreflexe der gekreuzten Seite in Verbindung stehen".

2. Effekte inadäquater Reizungen.

Reflexe bei elektrischen Reizungen.

Galvanische Querdurchströmung des Kopfes (Einhaken kleiner Häkchenelektroden in die Trommelfelle oder Einführen kleiner Schwammelektroden durch einen Schnitt in der hinteren Zirkumferenz des Trommelfelles) macht bei schwachen Strömen (0,3 bis 0,5 MA.) eine schnell vorübergehende, ruckartige Kopfwendung zur Anode. Bei Stromschließung tritt häufig noch Schluß der Augenlider und eine Zuckung der Rumpfmuskeln zur Anodenseite auf. Öffnung gibt keine Reaktion. Wird bei geschlossenem Strome die Intensität unter Einschleichen gesteigert, so tritt eine dauernde Kopfwendung und Wirbelsäuleverkrümmung konkav zur Anodenseite auf, deren Rumpfmuskulatur krampfhaft kontrahiert ist. Beim Beibehalten einer gewissen Stromintensität bleibt diese Stellung bestehen; bei Öffnung verschwinden die Erscheinungen. Doppelseitig labyrinthlose Frösche zeigen keine wesentlichen Abweichungen vom Verhalten normaler [Strehl[1]), Kuffler[2])], es sei denn, daß stärkere Ströme benötigt werden.

Kuffler setzte aufgebundene Frösche bis zur Mundhöhle in Kochsalzlösung, in die er eine indifferente Elektrode tauchte; die zweite, differente Elektrode wurde in die eröffnete Labyrinthhöhle (Labyrinth unverletzt) eingebracht. Bei schwächeren Strömen erfolgten Augenbewegungen — das Auge der gereizten Seite (differente Elektrode) ging nach vorne, das andere nach rückwärts, auch Rollungen waren zu sehen, bei stärkeren Strömen erfolgten Kopfwendungen nur zur Anodenseite. Nach Labyrinthexstirpation verschwanden die Augenbewegungen, nicht die Kopfwendungen. Bei direkter galvanischer Reizung des Ramus anterior eines Octavusstammes sah Kuffler das Auge der gereizten Seite nach vorne, das andere nach hinten gehen; ebensolche Reizung des Ramus posterior ließ das gleichseitige Auge nach vorne oben, das gegenseitige nach hinten unten gehen. Faradische Reizungen erzeugten Nystagmusschläge in umgekehrter Richtung. Galvanische Reizung beider Äste zusammen mit einer differenten Elektrode (indifferente am Bauche) bewirkte Kopfdrehung von der gereizten Seite weg; die Augenbewegungen waren unbestimmt.

Die gefundenen Augenbewegungen sind zweifellos labyrinthärer Herkunft; bei den Kopfwendungen kommen auch andere Momente mit in Betracht.

3. Gravitations- (Schwerkrafts-) Effekte. Reflexe der Lage oder Haltung (statische Reflexe).

α) *Bei normalen Tieren.*

Die ersten einschlägigen Untersuchungen brachte zweifellos der Gleichgewichtsversuch am Frosche von Goltz[3]). Neigt man einen auf einem wagrechten Brettchen sitzenden Frosch (evtl. nach Großhirnexstirpation) mit seinem Kopfende nach aufwärts, so werden die vorderen Extremitäten etwas stärker gebeugt als in der wagrechten Lage, ebenso wird der Kopf nach unten gebeugt;

[1]) Strehl, H.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 61, S. 205. 1895.
[2]) Kuffler, O.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 83, S. 212. 1900.
[3]) Goltz, Fr.: Beiträge zur Lehre von den Funktionen der Nervenzentren. Berlin 1869 u. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 3, S. 172. 1870.

die Kopfbeugung sieht man auch deutlich, wenn das Tier an der Wirbelsäule in entsprechender Stellung in der Luft gehalten wird. Bei Überschreitung eines bestimmten Grades des Neigungswinkels kriecht der Frosch an dem Brettchen hinauf. Bei Neigung des Tieres mit dem Kopfe nach unten wird der Kopf leicht erhoben[1]) und die Vorderbeine werden gestreckt (ähnlich in der Luft). Eine Seitwärtsneigung führt zu einer Drehung des Kopfes um die Längsachse, so daß die höherstehende Seite gesenkt, die andere gehoben wird (ähnlich beim Halten in der Luft); dabei werden die höherstehenden Beine leicht adduziert und flektiert gehalten, die Beine der anderen Seite leicht abduziert und extendiert. Wird die Neigung zu groß, so dreht sich das Tier meist und sucht auf der schiefen Ebene hinaufzuklettern. Die *kompensatorischen Stellungen* werden so lange beibehalten, als das Tier in der neuen Lage gehalten wird und zielen darauf hinaus, den Kopf resp. Körper in seiner ursprünglichen Lage im Raume beizubehalten.

Ähnliche *kompensatorische Stellungen von Kopf, Rumpf und Beinen* gibt es bei Amblystoma (Greene und Laurens[2])], kompensatorische Kopfstellungen bei Lacerta agilis [Trendelenburg und Kühn[3])], bei Lacerta viridis [W. A. Nagel[4])]. Sehr demonstrabel sind die kompensatorischen Kopfstellungen in-

Abb. 194. Kompensatorische Kopfstellungen von Emys lutaria in verschiedenen Raumlagen (nach Trendelenburg und Kühn).

folge des freibeweglichen Halses bei Schildkröten. Trendelenburg und Kühn beobachteten, daß Emys lutaria in der lotrechten Stellung Kopf oben den Kopf um einen Winkel bis zu 45° vorbeugt, in der Stellung Kopf unten denselben bis 45° hebt. Bei Seitwärtsneigungen wird der Kopf entgegen der Neigung bis zu 90° gedreht, so daß er trotz einer Seitwärtslage des Tieres fast seine normale Stellung im Raume beibehält (Abb. 194). Mit Lagereflexen bei der Karettschildkröte (Caretta caretta) beschäftigen sich auch neuere Untersuchungen Parkers[5]).

Die *kompensatorischen Augenstellungen* untersuchte bei Urodelen und Anuren W. A. Nagel; er beschränkte sich wesentlich auf die Rollungen der Augen bei Neigung um die Querachse. Bei Lacerta viridis betragen sie bis zu 40°, bei

[1]) S. auch W. A. Nagel: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 12, S. 330. 1896; J. Breuer: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 48, S. 195. 1891.

[2]) Greene, F. W. u. H. Laurens: Americ. journ. of physiol. Bd. 64, S. 120. 1923.

[3]) Trendelenburg, W. u. A. Kühn: Arch. f. Physiol. 1908, S. 160. — Die beiden Autoren schreiben, daß die „Kompensationen" bei raschen Bewegungen stärker werden. Es ist klar, daß in diesem Falle die Lagereflexe durch vorübergehende, gleichgerichtete dynamische Effekte verstärkt werden. Daß diese beiden scharf zu trennen sind, wurde bereits in dem Kapitel über die Fische ausgeführt. Auch Aeu (s. S. 824) vernachlässigt dies vollkommen.

[4]) Nagel, W. A.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 12, S. 330. 1896 u. Nagels Handb. d. Physiol. Bd. III, S. 734—806.

[5]) Parker: Journ. of comp. psychol. Bd. 2, S. 425. 1922.

Fröschen (Abb. 195), Kröten, Unken seien sie geringer. Bei Vorneigung des Kopfes rollen die oberen Bulbuspole rückwärts, bei Rückneigung vorwärts (auch Trendelenburg und Kühn an Emys lutaria). Die Maxima und Minima sind nicht scharf ausgeprägt. Bei Neigungen um die Längsachse treten Vertikaldivergenzen (Hertwig-Magendiesche Schielstellung) in Erscheinung; das unten befindliche Auge geht nach oben, das andere nach unten [J. Breuer[1]) an Fröschen, Trendelenburg und Kühn an Lacerta]. Deren Ausmaß ist relativ gering. Baurmann[2]) will an Larven von Rana esculenta kompensatorische Augenstellungen gesehen haben, leugnet sie aber an erwachsenen Fröschen.

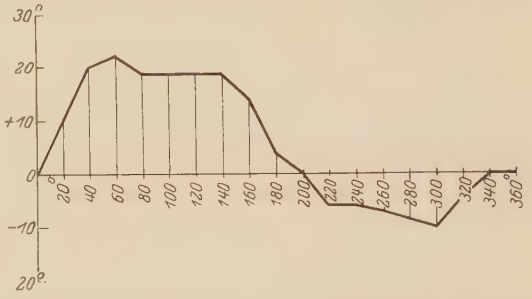


Abb. 195. Rollungen der Augen beim Frosch in den verschiedenen Raumlagen bei Neigung des Tieres um seine wagrechte Querachse. Auf den Ordinaten sind die Abweichungen von der Normalstellung (0) in Graden (+ Rollung mit den oberen Polen nach vorn, — nach hinten), auf der Abszisse die entsprechenden Raumlagen (vgl. Abb. 188, S. 813) eingezeichnet. (Umgezeichnet nach einer Kurve von W. A. Nagel.)

β) Bei einseitig labyrinthlosen Tieren.

Am genauesten wurde Amblystoma punctatum von Greene und Laurens untersucht. Bei Neigung des operierten Tieres um seine Querachse mit dem Kopfe nach aufwärts werden ähnlich wie beim Normaltier der Kopf gesenkt und die Arme gebeugt; das Tier behält aber dabei dauernd seine durch die einseitige Labyrinthentfernung hervorgerufene Schiefhaltung bei; schließlich kriecht es auf dem Schälchen zur operierten Seite abweichend hinauf. Bei Neigung mit dem Schwanze aufwärts, hebt es den Kopf und streckt die Arme, den Arm der operierten Seite aber nie so stark wie den der gesunden Seite; auch hier wird die charakteristische Schiefhaltung immer beibehalten. Schließlich dreht sich das Tier bei zunehmender Neigung des Behälters, sich zur operierten Seite wendend, um, wobei es häufig nach der operierten Seite fällt. Neigungen um die Längsachse zur gesunden Seite bis 45° ändern an der durch die Operation hervorgerufenen Schiefhaltung nichts; bei Neigungen über 45° wird der Kopf noch mehr zur operierten Seite geneigt und der Arm dieser Seite noch mehr gebeugt, während der Arm der anderen Seite rhythmische Scharrbewegungen ausführt. Wird eine Neigung um die Längsachse zur operierten Seite vorgenommen, so fällt das Tier bei einem bestimmten Betrage der Neigung einfach um.

Nach Trendelenburg und Kühn ändert eine einseitige Labyrinthexstirpation an den kompensatorischen Kopf- und Augenstellungen bei Lacerta agilis und Emys lutaria nichts Wesentliches. An einseitig labyrinthektomierten Larven von Rana esculenta sind die kompensatorischen Augenstellungen nach Baurmann wesentlich geringer als bei normalen Tieren.

γ) Bei doppelseitig labyrinthlosen Tieren.

Schon Goltz fand, daß Frösche nach doppelseitiger Octavusdurchschneidung auf dem schiefen Brette nicht mehr imstande sind das Gleichgewicht zu erhalten, die Tiere fallen schon bei einem relativ geringen Neigungswinkel herunter [bestätigt

[1]) Breuer, J.: Med. Jahrb. d. österr. Staates 1875, S. 87.
[2]) Baurmann, M.: Klin. Monatsbl. f. Augenheilk. Bd. 66, S. 393. 1921.

von Breuer[1])]. Nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation fehlen also die oben beschriebenen kompensatorischen Stellungen des Kopfes und der Extremitäten. Das konnten auch Greene und Laurens an Amblystoma bestätigen. Ebenso gehen bei der Schildkröte (Emys lutaria) nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation die kompensatorischen Kopfstellungen so gut wie völlig verloren (Trendelenburg und Kühn). Bei Lacerta agilis sind unter den genannten Bedingungen bei offenen Augen nach diesen beiden Autoren die kompensatorischen Kopfstellungen noch angedeutet, während sie bei geschlossenen Augen in der Regel fehlen oder höchstens nur noch Spuren bestehen bleiben. Daraus erhellt, daß optische Einflüsse (sog. optische Stellreflexe nach Magnus und de Kleijn) bei diesen Tierklassen wohl eine, wenn auch durchwegs sehr geringe Rolle spielen können.

Wenn es sonach auch sicher ist, daß die *kompensatorischen Kopfstellungen* in diesen Fällen eine *rein labyrinthäre Genese* haben, so muß doch die Frage offen bleiben, inwieweit die dabei gleichzeitig vorhandenen tonischen Reflexe an den Extremitäten etwa als sekundäre Effekte, als Halsmuskelreflexe, angesehen werden müssen.

Die kompensatorischen Augenstellungen sind nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation sehr stark vermindert (Trendelenburg und Kühn), wenn nicht ganz verschwunden (Baurmann). Ihre labyrinthäre Herkunft ist nicht zu bezweifeln.

δ) Nach Entfernung der Otolithen.

Maxwell[2]) hat beim Frosche die Otolithen aus dem Sacculus und der Lagena entfernt; die Läsion wurde bei der Sektion mit der Lupe kontrolliert. Die Tiere wurden durch Injektion von Chromsäure in die Augen geblendet. Solche Tiere sollen, in ein feuchtes Tuch eingewickelt, noch kompensatorische Kopfstellungen zeigen. Maxwell ist daher der Meinung, daß diese von den Utriculusotolithen allein ausgelöst werden können oder daß auch evtl. die Bogengänge in Betracht kämen.

4. Effekte operativer Eingriffe.

a) Einseitige Totalexstirpationen bzw. Octavusdurchschneidungen.

Frösche nehmen nach einseitiger Labyrinthexstirpation oder Octavusdurchschneidung, analog wie bei Verletzung eines Corpus bigeminum (Vestibularendkernlagers), eine eigenartige Schiefhaltung ein (Abb. 196). Der Kopf und die Wirbelsäule sind nach der operierten Seite gedreht, die Extremitäten der operierten Seite sind gebeugt und adduziert, die Extremitäten der Gegenseite sind gestreckt und abduziert [Schiff[3]), Hasse[4]), Ewald[5]), Girard[6]), Laudenbach[7]), van Rossem[8]), de Kleijn[9])]. Herter[10]) sah dasselbe auch an Anurenlarven mit ausgebildeten Hinterbeinen. An den Augen tritt eine Vertikaldivergenz auf, das Auge der operierten Seite sieht bauchwärts, das andere rückenwärts. Die fehlerhafte Kopf- und Beinhaltung kann nach längerer Zeit sehr stark an Intensi-

[1]) Breuer, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 48, S. 195. 1891.
[2]) Maxwell, S. S.: Laryngoscope Bd. 34, S. 849. 1924.
[3]) Schiff, M.: Ges. Beitr. z. Physiol. Bd. 3, S. 121. 1896.
[4]) Hasse 1873, s. v. Stein: Das Ohrlabyrinth. 1894.
[5]) Ewald, J. R.: Nervus octavus. 1892.
[6]) Girard: Arch. de physiol. norm. et pathol., V. Serie, Bd. 4, S. 353. 1892.
[7]) Laudenbach, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 77, S. 311. 1899.
[8]) Rossem, A. van: Onderzoek. Physiol. Lab. Utrecht, V. Reihe, Bd. 9, S. 151. 1908.
[9]) Kleijn, A. de: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 159, S. 218. 1914.
[10]) Herter, K.: Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 19, S. 335. 1921.

tät abnehmen, ist aber wieder in der ursprünglichen Stärke hervorzurufen, wenn man z. B. den Frosch durch Legen auf den Rücken einige Male zwingt, sich umzudrehen (Ewald). Henri und Stodel[1]) zeigten, daß man dasselbe dauernd durch Großhirnexstirpation erreichen kann, auch wenn die Großhirnexstirpation der Labyrinthentfernung vorausgegangen ist. A. de Kleijn bewies, daß die Extremitätenhaltung erst sekundär durch tonische Halsmuskelreflexe infolge der Kopfdrehung ausgelöst ist, denn durch Geradesetzen des Kopfes oder durch Durchtrennung der cervicalen Hinterwurzeln 2 und 3 erreicht man eine symmetrische Haltung der Extremitäten. Auch im Wasser halten einseitig labyrinthlose (Corpus-bigeminum-lädierte) Frösche ihre Extremitäten asymmetrisch und den Kopf gedreht, dabei sinkt die labyrinthlose Seite tiefer ins Wasser; das sei durch eine asymmetrische Lage der Lunge bedingt, denn nach Lungenexstirpation verschwindet diese Erscheinung (Ewald).

Abb. 196. Körperhaltung eines linksseitig labyrinthlosen Frosches (nach J. R. Ewald).

Ganz ähnliche Symptome (Drehung des Kopfes und asymmetrische Haltung der Extremitäten) macht einseitige Labyrinthexstirpation beim Amblystoma (Abb. 197) nach Greene und Laurens[2]); nur tritt bei diesen Tieren noch ein Pleurothotonus mit der Konkavität zur operierten Seite auf. Eine Kopfdrehung um die Längsachse zur operierten Seite zeigen auch Lacerta agilis, Emys lutaria, Tripodonotus natrix [Trendelenburg und Kühn[3])], Emys orbicularis (van Rossem). Bei Schildkröten kann außerdem der Kopf noch zur labyrinthlosen Seite gewendet sein, bei Nattern nach Henri[4]) eine Krümmung des Körpers mit dem zerstörten Labyrinth an der Konkavität auftreten. Dasselbe beobachtete Herter[5]) an einseitig labyrinthlosen Anurenlarven; eine leichte Neigung des Kopfes zur operierten Seite bleibt auch bei den jungen Anuren bestehen, die sich aus solchen Larven entwickeln.

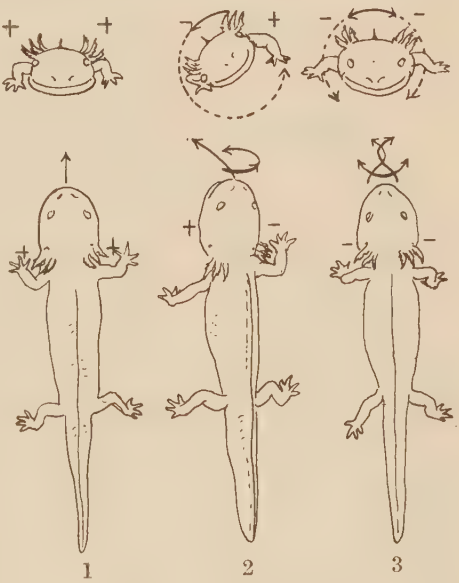


Abb. 197. Haltung und Bewegungstypen bei Larven von Amblystoma punctatum (nach Greene und Laurens). 1. Normales Tier. 2. Nach rechtsseitiger Labyrinthexstirpation: Rollbewegungen nach rechts, Kreisbahnbewegungen nach links. 3. Nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation: Rollbewegungen und Kreisbahnbewegungen nach beiden Seiten.

Schwere Störungen zeigen einseitig labyrinthlose Amphibien und Reptilien häufig bei der Fortbewegung zu Lande und im Wasser beim Schwimmen. Beim *Kriechen* und *Laufen* wird die abnorme Kopfstellung beibehalten, der Kopf schlägt häufig zur operierten Seite aus; Nattern schleifen ihren Kopf gewöhnlich am Boden, die Bewegungen erfolgen

[1]) Henri u. Stodel: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 56, S. 232. 1904.
[2]) Greene, W. F. u. H. Laurens: Americ. journ. of physiol. Bd. 64, S. 120. 1923.
[3]) Trendelenburg, W. u. A. Kühn: Arch. f. Physiol. 1908, S. 160.
[4]) Henri, V.: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 51, S. 94. 1899.
[5]) Herter, K.: Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 19, S. 335. 1921.

im allgemeinen langsamer (Henri). Es kommt gelegentlich zu Abweichungen bis Kreisbewegungen[1]) nach der operierten Seite hin (speziell kurz nach der Operation). Beim Legen auf den Rücken drehen sich die Tiere gewöhnlich über die operierte Seite um. Erfolgt (besonders bei Eidechsen nach Trendelenburg und Kühn) das Umdrehen über die normale Seite, dann kann es zu länger dauernden Rollungen um die Längsachse kommen. In der Hand gehaltene Ringelnattern versuchen zu entschlüpfen und machen dabei Rollungen zur labyrinthlosen Seite, was sich auch bei Fortbewegung auf glattem Boden hie und da beobachten läßt. Nach Sprüngen fallen Eidechsen und Frösche manchmal auf die Seite oder auf den Rücken. Schiff sah an solchen Tieren beim Springen, daß die Hinterpfote der gesunden Seite mehr ausgestreckt gehalten und nachher langsamer angezogen wurde als die andere.

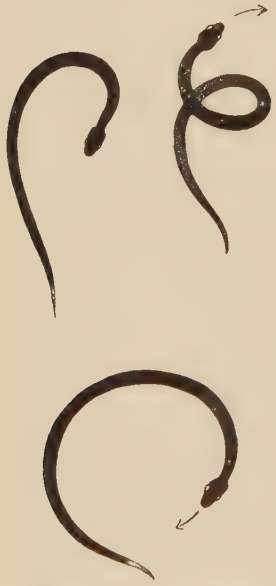


Abb. 198. Schwimmtypen einer rechtsseitig labyrinthlosen Ringelnatter (nach Trendelenburg u. Kühn).

Viel gröbere Störungen treten beim *Schwimmen* auf. Wie erwähnt, sind Kopf und Körper schief mit der labyrinthlosen Seite nach abwärts gehalten (auch bei Schildkröten), dabei ist ein dauerndes leichtes Schwanken zu bemerken, als wäre die Längsstabilität geringer. Nicht selten sind, speziell beim raschen Schwimmen, Rollungen um die Längsachse zur labyrinthlosen Seite[2]), speziell bei Fröschen, Eidechsen und Schlangen, zu beobachten; oft kommen Zirkelbewegungen zur geschädigten Seite vor. Sehr heftige, langdauernde Rollbewegungen um die Längsachse zur labyrinthlosen Seite macht Necturus maculatus nach Stewart[3]). Von Wilson und Pike[4]) wurde auseinandergesetzt, daß solche Rollbewegungen ganz allgemein ein Symptom einer einseitigen Labyrinthexstirpation sind. Durch Reize läßt sich Rollen immer wieder hervorrufen. Bei den Ringelnattern wird geradliniges Schwimmen gelegentlich durch ein heftiges Ausbiegen des Kopfes und Körpers zur labyrinthlosen Seite unterbrochen, so daß Spiraltouren, weite, spiralige Windungen, evtl. Kreisbewegungen resultieren (Trendelenburg und Kühn, Abb. 198). Einseitig labyrinthlose Anurenlarven führen nach Herter unmittelbar nach der Operation in Schiefhaltung schwimmend sehr heftige Rollbewegungen aus, machen Uhrzeigerbewegungen zur labyrinthlosen Seite, daß Spiraltouren, Trichterdrehen zustande kommen; sie überstürzen sich auch häufig über den Rücken, mit der Schnauze den Boden berührend. Auch echte Manègebewegungen, Schwimmen in Kreisen usw. kann vorkommen (Abb. 199). Die geschilderten Erscheinungen nehmen im Laufe fortschreitender Entwicklung immer mehr ab und lassen sich dann auch durch Erregung der Tiere immer schwerer hervorrufen.

[1]) Sind dieselben verschwunden, so kann man sie meist durch Reize (Hetzen des Tieres) wieder auslösen. Auch Rollbewegungen können auftreten. Siehe u. a. Brown Sequard: Course of lectures on the physiology and pathology of the central nervous system. Philadelphia 1860.

[2]) Siehe auch Laudenbachs (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 77, S. 31. 1899) Ergebnisse an Siredon pisciformis.

[3]) Stewart, G. N.: Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 7, S. 340. 1922.

[4]) Wilson, J. G. u. F. H. Pike: Philos. transact. roy. soc. (London) Serie B, Bd. 203, S. 157. 1912.

Bei den kleinen Anuren tritt zuweilen noch die Tendenz zu Kreisbewegungen zutage.

Es möge noch ein interessanter Fall erwähnt werden, den der Zufall HERTER[1]) in die Hände spielte. Dieser Autor fand in der Nähe eines Tümpels eine kleine Rana temporaria, die beim Hüpfen auf dem Boden nach jedem Sprunge über die rechte Seite rollte. Nach dem Aufrichten des Tierchens war zumeist eine typische Beinstellung zu sehen. Das linke Vorderbein war gestreckt, das linke Hinterbein weniger angezogen als das rechte. Im Wasser schwamm das Tier in Schiefhaltung mit der rechten Seite nach unten geneigt. Das Tier machte also den Eindruck, als ob ihm das rechte Labyrinth fehlte, auch das Verhalten der Drehreflexe stimmte damit überein. In der Tat konnte HERTER bei genauer histologischer Untersuchung feststellen, daß zwar das rechte knorpelige Labyrinth nur etwas kleiner war als das linke (die Details s. das Original), daß aber die Sinneszellen, soweit sie überhaupt vorhanden waren, weder Sinneshaare noch Otoconien aufwiesen.

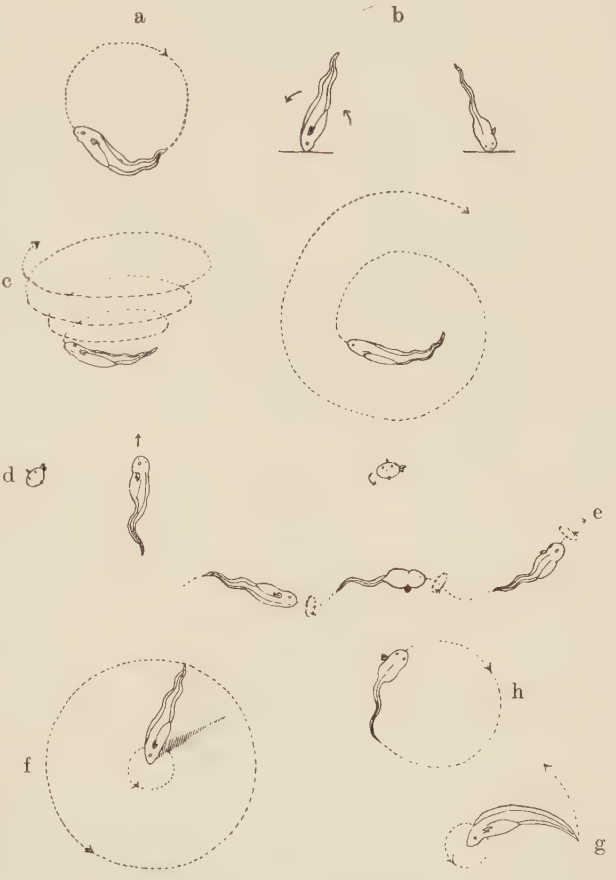


Abb. 199. Einige Bewegungsformen rechtsseitig labyrinthloser Kaulquappen (nach HERTER).

b) Doppelseitige Totalexstirpationen bzw. Octavusdurchschneidungen.

Eine von der normalen abweichende Haltung ist bei solchen Tieren meist nicht zu sehen; der Kopf wird geradeaus gehalten, die Extremitäten stehen symmetrisch. Nur an Larven von Amblystoma beschreiben GREENE und LAURENS, daß bei normaler Stellung am Boden die Vorderpfoten sehr schlaff sind und oft die Fußsohle aufwärtskehren. Es ist aber jede andere Lage möglich[2]); so liegen Larven oder auch erwachsene Exemplare von Amblystoma gelegentlich auf der Seite oder auf dem Rücken, jedoch meist nicht lange, sie drehen sich bald ruckweise in ihre normale Stellung um (Umdrehreflex), solange der Gesichtssinn (im Hellen!) funktionsfähig ist. Auch Frösche, Schildkröten, Necturus,

[1]) HERTER, K.: Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. C: Zeitschr. f. vergl. Physiol. Bd. 2, S. 91. 1925.

[2]) Anurenlarven, bei denen die Labyrinthanlage noch nicht entwickelt ist, können nach HERTER in jeder beliebigen Lage (meist Seitenlage) liegenbleiben.

Schlangen und Eidechsen kehren sich in den meisten Fällen prompt um, wobei Rollen auftreten kann. Zumindest taumeln die Tiere, in erster Linie Eidechsen, nach dem Umdrehen einige Male hin und her (Trendelenburg und Kühn). Bei diesem Umdrehreflex spielen sicher taktile Reize von der Unterstützungsfläche eine große Rolle, allein auch optische Eindrücke kommen in Betracht. So sahen Greene und Laurens, daß Amblystoma nach doppelseitiger Labyrinth- und Augenexstirpation in jeder beliebigen Lage lange Zeit hindurch liegenblieb, eine normale Haltung trat nur ganz zufällig ein.

Das *Kriechen* und *Laufen* erfolgt ungeschickt, plump, langsam und unsicher; die Tiere schwanken dabei hin und her, der Kopf schlenkert nach allen Richtungen. Solche Tiere kriechen unter Umständen auch rückwärts (Frösche, Siredon). Die Erscheinungen können allmählich mehr oder weniger verschwinden, sind aber durch Aufregen (Ermüdung) der Tiere wieder hervorzurufen. Hält man ein labyrinthloses Tier in der Hand und schüttelt es, so sieht man den Kopf (bei Schlangen, Schildkröten besonders gut) haltlos hin und her pendeln. Die Unsicherheit in den Kopfbewegungen kommt besonders beim Fressen zum Ausdrucke; die Tiere schießen mit wackelnden Kopfbewegungen auf die Nahrung los und fahren im letzten Momente sehr häufig vorbei, dabei kann es zu einem Schwanken, Fallen oder Rollen nach beiden Seiten kommen (Trendelenburg und Kühn an Lacerta, Greene und Laurens an Amblystoma). Nach Laudenbach sollen bei Siredon pisciformis auch Schluckstörungen auftreten. Beim Springen, das bei labyrinthlosen Fröschen meist steil in die Höhe erfolgt, überschlagen sich die Tiere gerne und kommen auf den Rücken zu liegen; am schwersten sind die Störungen unmittelbar nach der Operation.

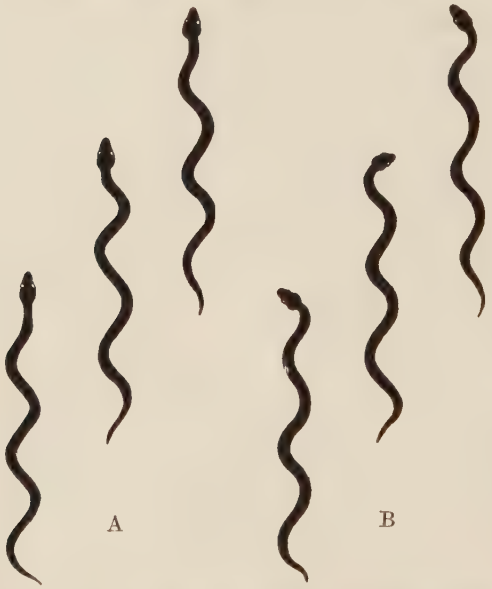


Abb. 200. A. Schwimmen einer normalen Ringelnatter. B. Schwimmen einer Ringelnatter nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation (nach Trendelenburg und Kühn).

Bei Fröschen, Eidechsen, Amblystoma, Siredon erfolgt das *Schwimmen* inkoordiniert in jeder Lage; der Körper schwankt oder rollt abwechselnd nach rechts oder links, es kommen auch regelrechte Purzelbäume um die Transversalachse vor (Necturus). Bald schwimmen die Tiere auf- und abwärts, bald in Spiraltouren oder Zirkeln. Bei Amblystomalarven ist der Kopf fast regelmäßig nach abwärts gebeugt (Emprosthotonus). Necturus maculatus macht merkwürdige schleudernde Kopfbewegungen in einer lotrechten Ebene — das Tier liegt dabei auf der Seite — , so daß der Kopf fast den Schwanz berührt und der Körper einen Ring bildet. Diese Schleuderbewegungen erfolgen bald zur einen, bald zur anderen Seite (Stewart). Eine ähnliche interessante Erscheinung sahen Trendelenburg und Kühn bei der labyrinthlosen Ringelnatter; es nimmt der Kopf an den Schlängelbewegungen teil, was bei normalen Tieren nie der Fall

ist (Abb. 200). Labyrinthlose Ringelnattern schwimmen trotz Augenverschluß fast nie am Rücken, übrigens auch Schildkröten nicht. Bei letzteren ist das sicher rein physikalisch bedingt, denn bei der toten Emys ist die stabilste Lage die Bauchlage. Die bunten Schwimmbewegungen, Rollen, Kreisbewegungen, Spiraltouren, Überpurzeln usw. sah Herter auch an seinen labyrinthlosen Anurenlarven. Sehr ähnlich erfolgt das Schwimmen auch bei ganz jungen Larven, bei welchen die Labyrinthanlage noch nicht entwickelt ist. Herter gelang es, einige seiner operierten Larven bis zur Metamorphose zu erhalten. Die kleinen Anuren schwammen zappelnd, unbeholfen in jeder Lage, rollten um die Längsachse und führten Manègebewegungen nach beiden Seiten aus. Charakteristisch sind die Vorderbeine nach vorne und seitlich ausgestreckt und der Opisthotonus; die Tiere bleiben auch oft lange, alle vier Extremitäten von sich gestreckt, am Rücken liegen, bewegen sich spontan selten. Sprünge fallen sehr ungeschickt aus.

Cyon will an labyrinthlosen Fröschen noch drei eigenartige Symptome beobachtet haben: es soll bei ihnen eine ganz außerordentliche Hautsekretion bestehen und ein deutlicher Exophthalmus auftreten, der wochenlang anhält; schließlich sollen solche Frösche fast fortwährend unausstehlich quaken. Ewald dagegen behauptet, daß labyrinthlose Frösche leiser quaken als normale. Ewald[1]) beschreibt als Vertreter der Lehre vom „Tonuslabyrinth", daß die Extremitätenmuskeln des Frosches nach Labyrinthexstirpation schlaffer werden, und sucht durch einen Versuch, welchen einer seiner Schüler, Emanuel[2]), weiter ausführte, Beweise dafür zu bringen. Werden mit einer bestimmten Versuchsanordnung die Muskeln der hinteren Extremitäten eines Frosches durch Fallenlassen eines Gewichts plötzlich gedehnt, so folgen eine Reihe Nachschwankungen, die bei einem normalen Tiere bei Registrierung immer über der Abszissenachse (Länge der beschwerten Beine) bleiben, genannt „Tonuskurve". Derselbe Versuch ergibt nach Rückenmarkzerstörung, Durchschneidung der hinteren oder vorderen Wurzeln und ebenso nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation die sog. „Leichenkurve"; die Elastizitätsschwingungen pendeln um die Abszissenachse, erreichen nie ein höheres Niveau. Die „Tonuskurve" kommt reflektorisch zustande, aber das Rückenmark bedürfe zu dieser Funktion eine Beeinflussung von seiten des Labyrinths. Van Rossem fand, daß die Kraft der Vorderpfoten bei Schildkröten nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation stark abnimmt.

c) Durchschneidungen einzelner Kanäle.

Der Kleinheit des Objektes halber hat man von solchen Operationen meist abgesehen; es liegen nur einige ältere Untersuchungen von Boettcher, Bloch, Cyon und Solucha[3]) an Fröschen vor, aus denen sich aber keine bestimmte Schlußfolgerungen ziehen lassen. Im allgemeinen kann man sagen, daß vorsichtige Durchschneidung einzelner Bogengänge ohne Verletzung der Ampulle ohne Wirkung bleiben kann. Sonst treten Bewegungsstörungen beim Springen (Aufwärtsspringen, dabei Drehen, Überschlagen usw.) und beim Schwimmen (Aufwärtsschwimmen, Manègebewegungen und Rollen um die Längsachse) speziell nach Durchschneidung vorderer und hinterer Kanäle auf. Nach Läsion der äußeren Kanäle springen Frösche schief nach rechts oder links, beim Schwimmen wackeln sie beständig um die Längsachse. Auch Lageveränderungen (Drehungen und Neigungen) des Kopfes und der Augen kann man nach solchen Operationen sehen.

[1]) Ewald, J. R.: Dtsch. med. Wochenschr. 1894, S. 69.
[2]) Emanuel, G.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 99, S. 363. 1902.
[3]) Genaue Zitate s. St. v. Stein: Ohrlabyrinth. 1894; E. v. Cyon: Ohrlabyrinth. 1908.

d) Operationen am Vorhofe (den Otolithen).

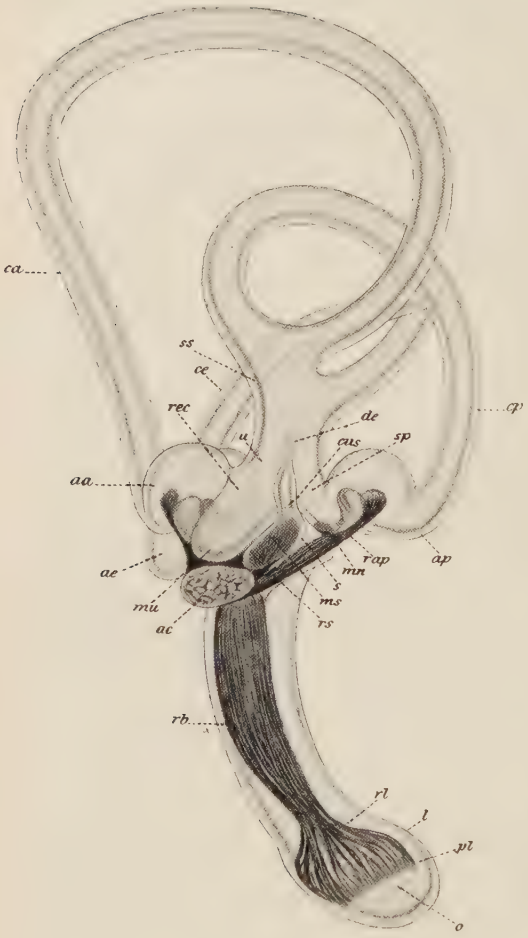


Abb. 201. Labyrinth von Columba domestica nach G. Retzius. *ac* = Acusticus (Octavus); *m u* = Macula rec. utriculi; *a e* = Ampulla externa; *a a* = Ampulla anterior; *c a* = Canalis anterior; *c p* = Canalis posterior; *a p* = Ampulla posterior; *r a p* = Ramus amp. post.; *m n* = Macula neglecta (Crista quarta); *s* = Sacculus; *m s* = Macula sacculi; *s r* = Ramus sacculi; *r l* = Ramus lagenae; *l* = Lagena cochleae; *p l* = Papilla lagenae; *o* Otolith der Lagena; *r b* = Ramus basilaris; *rec* = Recessus utriculi; *c e* = Canalis externus; *s s* = Sinus utric. super.; *u* = Utriculus; *d e* = Ductus endolymphaticus; *c u s* Canalis utriculo-saccularis; *s p* = Sinus utriculus poster.

Nach beiderseitiger Entfernung der Sacculusotolithen bei Siredon pisciformis und beim Frosche durch Ausspülen mittels Wasserstrahles (Operation von der Mundhöhle) konnte Laudenbach[1]) keine Abweichungen von der Norm (Haltung oder Bewegung) feststellen. Ach[2]) will, abgesehen von Bewegungsstörungen und Opisthotonus unmittelbar nach der Operation, die aber bald wieder verschwinden, gesehen haben, daß solche Frösche sehr rasch ermüden. Auch sollen Sprünge nicht mehr so elegant ausfallen und die Tiere beim Auffallen hörbarer aufpatschen als normale. Der „Stirnreflex", d. h. daß beim Bestreichen der Stirnhaut eine hochgradige Emprosthotonusstellung, wobei nur die Nasenspitze und die Zehen der Hinterbeine den Boden berühren, auftritt, soll leichter auslösbar sein; ebenso der „Schreireflex". Auch sollen derartige Frösche eine Zeit lang auf dem Rücken liegenbleiben. Nach nur einseitiger Otolithenentfernung seien diese Erscheinungen geringer.

Die Schlüsse, die Ach aus seinen Beobachtungen zieht — er spricht von einem Otolithentonus und meint: die Otolithen dienen vorzugsweise zur Reizübermittlung von Progressivbewegungen —, sind unsicher.

IV. Vögel.

A. Anatomische Vorbemerkungen.

Bei den Vögeln ist der vordere Bogengang gewöhnlich der längste, er beschreibt mehr als drei Viertel eines Kreises; der äußere und hintere sind etwa gleich lang. Charakteristisch ist das sog. Kreuz, die Überkreuzungsstelle vom äußeren und hinteren Kanal (Abb. 201). Die Ampullen münden in den Utriculus, der durch den kurzen Canalis utriculo-saccularis mit dem Sacculus verbunden ist. Der Sacculus steht durch den Canalis reuniens mit der angedeutet spiralig gewundenen Schnecke in Verbindung. Von der me-

[1]) Laudenbach, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 77, S. 311. 1899 u. Physiologiste russe Bd. 4, S. 64. 1905.

[2]) Ach, N.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 86, S. 122. 1900.

dialen Utriculuswand geht der Ductus endolymphaticus ab und mündet in der Schädelhöhle im Saccus endolymphaticus. Man findet 8 Nervenendstellen; je eine in der Crista der drei Ampullen, eine Macula utriculi im Recessus utriculi, eine Crista quarta (Macula neglecta) am Boden des Recessus utriculo-sacularis, die Macula sacculi an der medialen Sacculuswand, die langgestreckte Papilla basilaris (Cortisches Organ) in der Schnecke und eine Papilla lagenae in der Lagena, dem blasig erweiterten Endteil der Schnecke. Die Macula utriculi und sacculi tragen Otolithensäckchen, ähnlich die Papilla lagenae. Die Crista quarta (Macula neglecta) hingegen hat auf Haarzellen eine Gallerte, ist cupulaähnlich gebaut. Einen ganz charakteristischen Bau hat die Papilla basilaris.

Bemerkenswert ist das paratympanische Organ Vitalis, eine bei Singvögeln vom Mittelohr ausgehende Ausbuchtung, die mit Sinnesepithel ausgekleidet ist und vom Facialis innerviert ist. Ruffini[1]) weist demselben, als einem spezifischen Sinnesorgan, eine besondere Bedeutung zu; so sollen Vögel nach Exstirpation desselben das Flugvermögen eingebüßt haben. Masini[2]) nimmt Beziehungen zwischen dem Vitalischen Organ und den Bogengängen an.

Länge und Weite der häutigen Bogengänge (Ampullen) nach Biner Wulf[3]).

		Bogengänge			Ampullen		
		vordere	hintere	äußere	vordere	hintere	äußere
Taube	Länge in mm	14,0.	7,3	9,2	1,47	1,45	1,52
	Weite in qmm	0,039	0,041	0,036	0,406	0,399	0,319
Ente	Länge in mm	9,6	6,1	7,6	1,56	1,58	1,46
	Weite in qmm	0,051	0,048	0,050	0,511	0,476	0,525
Huhn	Länge in mm	13,2	8,2	10,0	1,53	1,49	1,48
	Weite in qmm	0,046	0,047	0,048	0,392	0,412	0,388

B. Funktionen des Vestibularapparates.

1. Dynamische Effekte. Reflexe auf „Duktionen" (passive Bewegungen).

a) Reflexe bei „Zirkularduktionen" (passiven Rotationen).

a) Bei normalen Tieren.

Das klassische Versuchsobjekt war die Taube, an ihr sind fast alle Untersuchungen vorgenommen worden. Dreht man eine Taube um eine lotrechte Achse langsam um einen kleinen Winkel, so bleibt der Kopf zurück, er behält wie eine Kompaßnadel seine Stellung im Raume: „*Kopfdrehreflex*"[4]). Beim Weiterrotieren nimmt dieser Kopfdrehreflex zu, er kann bis 120° betragen („Reaktionswinkel" nach J. R. Ewald), bis dann der Kopf eine rasche Nystagmusbewegung in der Drehrichtung ausführt. Das Ausmaß dieses Nystagmusschlages kann 10—30° betragen, darauf kehrt der Kopf wieder langsam zu seiner extremen Abweichungsstellung zurück (Abb. 202). Der *Kopfnystagmus* wiederholt sich, Zahl, Dauer und Ausmaß der Nystagmusschläge ist abhängig von der Winkelgeschwindigkeit der Rotation[5]). Die Zentrifugalkraft erweist sich als einflußlos. Schließlich verschwindet nach einer gewissen Anzahl von Drehungen der Kopfnystagmus völlig, der Kopfdrehreflex bleibt dauernd bestehen. Solche Befunde wurden übereinstimmend erhoben von Breuer[6]), Mach[7]), Bornhardt[8]),

[1]) Ruffini, A.: Arch. ital. di otol., rinol. e laringol. Bd. 31, S. 397. 1920.

[2]) Masini, V.: Riv. oto-neuro-oftalmol. Bd. 1, S. 364. 1924.

[3]) Wulf, Biner: Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1901, S. 57. Neuerliche Bestimmungen der Maßverhältnisse an den Bogengängen verschiedener Vögel und ihrer Relationen stammen von H. J. Watt: Proc. of the roy. soc. of London, Ser. B, Bd. 96, Nr. B 677. S. 334. 1924.

[4]) Es ist dabei vollkommen gleichgültig, wie das Tier auf der Drehscheibe steht, ob mit dem Kopf nach außen oder nach innen (Cyon).

[5]) Auch bei verschiedenen Vögeln sind diesbezüglich Unterschiede zu finden.

[6]) Breuer, J.: Med. Jahrb. d. österr. Staates 1874, S. 72 u. 1875, S. 87.

[7]) Mach, E.: Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen. 1875.

[8]) Bornhardt, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 12, S. 471. 1876.

Cyon[1]), Ewald[2]), van Rossem[3]), Borries[4]) u. a. Wenn die Taube in Seitenlage rotiert wird, wobei der Kopf in der Seitenlage festgehalten werden muß, so erfolgt der Kopfdrehreflex und der entgegengerichtete Kopfnystagmus um die Querachse; so z. B. bewirkt Rechtsdrehung in rechter Seitenlage unter diesen Bedingungen einen Kopfdrehreflex bauchwärts und einen Kopfnystagmus rückenwärts, ebenso Linksdrehung in linker Seitenlage (Breuer, Borries). Wenn der Kopf einer Taube mit dem Schnabel nach oben gehalten wird und dann das Tier um eine lotrechte Achse rotiert wird, so dreht sich der Kopf um seine Längsachse entgegen der Drehrichtung; in der Drehrichtung erfolgt der Nystagmus um die Längsachse (Breuer). Ewald bzw. sein Schüler Stevenson rotierten Tauben auch um wagrechte, sagittale bzw. frontale Achsen; dabei wurde in ähnlicher Weise ein Zurückbleiben des Kopfes entgegen der Drehrichtung und ein Kopfnystagmus in der Drehrichtung festgestellt; Ewald nennt diesen Nystagmus „Neigungsnystagmus". Es sei hier auf die Komplikation mit Reflexen der Lage infolge Lageveränderung zur Schwerkraftrichtung aufmerksam gemacht. Werden Vögel frei beweglich in einem Käfige, unter einer Glasglocke usw. (z. B. im Cyclostatten) gedreht, so kann man beobachten, daß sie entgegen der Drehrichtung laufen (Mach, Cyon). Dubois[5]) nennt das Antikinese. Cyon behauptet, daß alle Drehreaktionen bei wiederholten Drehungen abnehmen, was Borries bestreitet.

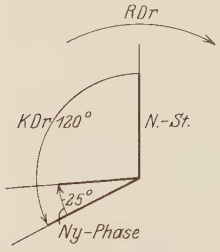


Abb. 202. Schema des Kopfdrehreflexes und der Nystagmusphase an der Taube bei Rechtsdrehung (*RDr*); *KDr* = Kopfdrehreflex; *NSt* = Normalstellung; *Ny-Phase* = Nystagmusphase (nach Ewald und van Rossem).

Groebbels[6]) ergänzte die Befunde um weitere Details. Wenn eine an den Füßen gehaltene Taube um die Beine als Achse in der Normallage z. B. nach rechts gedreht wird, so erfolgt einmalige Flügelhebung, Rechtsdrehung des Schwanzes und Spreizung desselben auf der rechten Seite. Wird die Taube, Flügel am Rücken, am Körper gehalten und mit dem Kopfe nach außen im Kreise um den Untersucher gedreht, so erfolge Kopfdrehreflex und Schwanzspreizung entgegen der Drehrichtung, Kopfnystagmus in der Drehrichtung; Rückenlage ändert daran nichts. Bei der Möwe soll der Kopfdrehreflex in der Drehrichtung erfolgen. Wird aber die Taube mit dem Kopfe nach innen (Schwanz nach außen) gedreht, so erfolge (entgegen Cyon) der Kopfdrehreflex und die Schwanzspreizung in der Drehrichtung, der Kopfnystagmus entgegen der Drehrichtung! Ebenso bei der Möwe. Rückenlage ändert nichts.

Von prinzipieller Bedeutung für die Beurteilung der Drehreaktionen ist naturgemäß bei so hervorragend optisch orientierten Tieren wie den Vögeln der *Einfluß des Gesichtssinnes*. Drehreaktionen bei offenen Augen bzw. sich nicht mitdrehendem Gesichtsfelde sind bei Vögeln zweifellos Mischeffekte vestibularer und optischer Herkunft. Das wurde bereits von älteren Forschern, Breuer[7]), Mach, Cyon, Ewald u. a. erkannt, wenn auch nicht immer scharf genug betont und beachtet. Ewald fand, daß bei einer Taube nach Exstirpation

[1]) Cyon, E. v.: Ohrlabyrinth. 1908.
[2]) Ewald, J. R.: Nervus octavus. 1872.
[3]) Rossem, A. van: Onderzoek. Physiol. Lab. Utrecht, V. Reihe, Bd. 9, S. 151. 1908.
[4]) Borries, G. V. Th.: Studier over vestibulaer Nystagmus. Kopenhagen 1920 u. Acta otolaryngol. Bd. 2, S. 398. 1921.
[5]) Dubois, R.: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 54, S. 936. 1902.
[6]) Groebbels, Fr.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 76, S. 83. 1922.
[7]) Breuer, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 68, S. 596. 1897; Med. Jahrb. d. österr. Staates 1875, S. 87.

beider Augen der Kopfdrehreflex und der Nystagmuswinkel kleiner war als vorher; VAN ROSSEM, der über den Kopf der Taube eine Kappe oder Papierhülse steckte oder die Taube in einem undurchsichtigen Zylinder drehte, bestätigte EWALDS Resultate. CYON, ebenso GROEBBELS sahen bei Rotationen mit Kopfkappe (verschlossenen Augen) keine wesentliche Änderung gegenüber dem normalen Verhalten. DUBOIS[1]) beschreibt Kopfdrehreflexe an geblendeten Enten und Wandertauben. Auch in diesem Falle verschwindet der Kopfnystagmus bei andauernder Drehung schließlich, der Kopfdrehreflex bleibt allein bestehen. Merkwürdig ist der Befund EWALDS, der an Tauben bei Drehung unter einem undurchsichtigen, erleuchteten Zylinder nur ganz kleine Kopfdrehreflexe (3°) und gar keinen Nystagmus gesehen haben will. Ganz scharf wird die Notwendigkeit der Kopfkappe neuerdings von BORRIES betont, der die Resultate EWALDS diesbezüglich oft mit Recht einer Kritik unterzieht. Die Tauben kommen nach BORRIES, wenn sie im Taubenhalter festgebunden und die Kopfkappe über haben, in eine Art hypnoiden Zustand (BREUER u. a. bereits bekannt), der sie zu Drehprüfungen besonders geeignet macht. BORRIES hat einige bemerkenswerte Details fixieren können. Großhirnexstirpation hat auf die Drehreflexe keinen wesentlichen Einfluß (BORNHARDT, EWALD, GROEBBELS u. a.).

Wird der Taubenkopf während der Rotation festgehalten, so kann man *Augennystagmus* mit der schnellen Phase in der Drehrichtung beobachten (EWALD, CYON). Es handelt sich auch hier wiederum um eine Kombination von vestibularem und optischem Nystagmus. EWALD behauptet, daß dieser Augennystagmus abhängig von der Kopfstellung ist; wurde eine Taube mit um 90° nach rechts gedrehtem und so fixiertem Kopfe nach rechts rotiert, so fanden sich bei einer Winkelgeschwindigkeit der Drehscheibe von ca. 52° in 10 Sekunden 15—17 Nystagmusschläge, bei der Linksdrehung aber 25—28. Umgekehrt, wenn der Kopf 90° nach links gedreht und fixiert war. BORRIES spricht diesem Experimente jede Bedeutung ab, er fand unter seinen Versuchsbedingungen unter diesen Umständen keine Veränderungen des Kopfnystagmus (ebenso GROEBBELS). Der Augennystagmus im Dunkeln wurde nicht untersucht. Daß ein rein vestibularer Drehnystagmus an den Augen bei Tauben existiert, beweisen EWALDS Experimente, bei welchen im Dunkeln der Augennystagmus bei fixiertem Kopfe während der Drehung registriert wurde.

Über die *Nachreaktionen* nach Beendigung einer Drehung herrscht keine Übereinstimmung. EWALD, dem sich VAN ROSSEM anschließt, behauptet, daß eine Taube, die während der Rotation noch Kopfnystagmus hatte, beim plötzlichen Anhalten ihren Kopf einfach in die Ruhelage zurückbringt. Nur dann, wenn der Kopfdrehnystagmus bereits erloschen war, trete beim Stoppen ein Kopfdrehreflex in der ursprünglichen Drehrichtung und entgegengerichteter, typischer *Kopfnachnystagmus* auf. CYON sah einen ausgesprochenen Nachnystagmus, „auch wenn der Kopfnystagmus ganz verschwunden ist" — gemeint ist der Drehnystagmus[2]). BORRIES erklärt EWALDS Resultate für unrichtig. Nachnystagmus trete in jedem Falle auf, ob Drehnystagmus beim Stoppen noch besteht oder nicht. Diese Differenzen auf die Kopfkappe (Ausschluß optischer Einflüsse) zurückzuführen, ist nicht gut möglich, da ja auch VAN ROSSEM mit Kopfkappe drehte und zu ähnlichen Resultaten wie EWALD kam. BORRIES beschreibt auch einen *Nachnachnystagmus* (zweiten Nachnystagmus) des Kopfes (in der Richtung des Drehnystagmus), den er in einigen Fällen nach langdauernden Rotationen (100 Touren und mehr) gesehen haben will.

[1]) DUBOIS, R.: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 54, S. 936. 1902.

[2]) Dagegen will CYON nach Rotationen mit der Kopfkappe keinen Nachnystagmus gesehen haben; ein solcher sei erst nach Entfernung der Kopfkappe aufgetreten.

Wenn man den Kopf am Ende der Drehung fixiert, so tritt an Stelle des Kopfnystagmus ein *Nachnystagmus der Augen* (Cyon).

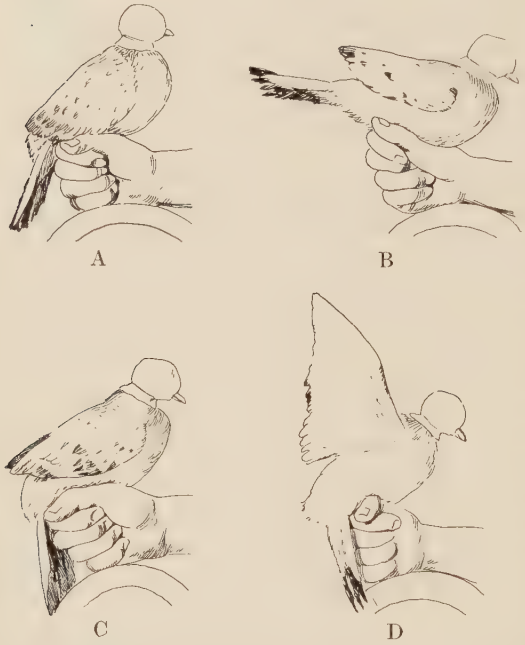


Abb. 203. Reflexe auf Kippbewegungen nach vorne und hinten bei der Taube (nach Dittler und Garten). A. Normalstellung. B. Kippen nach vorne. C. Kippen nach hinten. D. Sehr starkes Kippen nach hinten.

Abb. 204. Reflexe auf seitliche Kippbewegungen bei der Taube (nach Dittler und Garten). A. Normalstellung. B. Kippen nach rechts.

Nach rascheren Drehungen zeigen Tauben ähnliche Erscheinungen wie nach Bogengangsdurchschneidungen: Manègebewegungen, Überschlagen in verschiedenen Richtungen, Einknicken der Beine usw. (Breuer, Mach, Tomaszewicz).

Bemerkenswert sind die Schwanz- und Flügelreflexe, die bei Vögeln auf ganz kurze, rasche Drehungen, sog. „*Kippbewegungen*“, auftreten. Teilweise schon Marey[1]) bekannt, wurden sie später von Trendelenburg[2]), Dittler und Garten[3]) (Abb. 203 u. 204) und Groebbels[4]) genauer studiert. Wenn man eine Taube (Möwe) mit dem Rücken nach oben an den Füßen hält und nach vorne kippt, so wird der Schwanz reflektorisch gehoben und gespreizt; es kann dabei auch ein Flügelschlag erfolgen, bei der Möwe geraten die Flügel in der Regel in Schwebestellung. Beim Kippen nach hinten wird der Schwanz gesenkt und zusammengelegt, bei kräftiger Drehung erfolgen Flügelschläge, bei der Möwe Schwebestellung der Flügel. Wird das Tier in der neuen Lage ruhig gehalten, dann geht der Schwanz (Flügel) in seine Ruhelage rasch zurück; bei jeder Vergrößerung der Drehung treten die Reflexe prompt wieder auf. Eine gewisse Neigung erweist sich meist als optimal für die Auslösung dieser Reflexe. Groebbels nennt diese Reaktionen, weil sie an auf Telegraphendrähten sitzenden Schwalben besonders gut zu beobachten sind, „Telegraphendrahtreaktionen“.

[1]) Marey, E. J.: Le vol des oiseaux. Paris 1890.
[2]) Trendelenburg, W.: Arch. f. Anat. u. Physiol. 1906, S. 1.
[3]) Dittler, R. u. S. Garten: Zeitschr. f. Biol. Bd. 68, S. 499. 1918.
[4]) Groebbels, Fr.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 76, S. 83. 1922. Siehe auch Cohnheim: Jahrb. d. wissensch. Ges. f. Luftfahrt Bd. 3, S. 1. 1914.

Dittler und Garten bestimmten die Reflexzeiten der Schwanzreflexe mit 30—40 σ[1]). Einige Tage nach Großhirnexstirpation war die Reflexzeit kaum geändert. Wenn man einen Vogel an den passiv nach oben ausgebreiteten Flügeln hält und so schaukelt, so werden die Beine gestreckt und die Zehen gespreizt, der Schwanz geht jedesmal, wenn sich der Kopf nach oben bewegt, nach unten, wenn der Kopf sich nach unten bewegt, nach oben („Schaukelreaktion" nach Groebbels). Eine ganze Anzahl anderer Modifikationen des Versuches von Groebbels lassen ähnliche Verhältnisse erkennen und liefern weitere Details.

Wenn man die an den Füßen gehaltene Taube sehr vorsichtig um die Längsachse nur um einen kleinen Winkelbetrag nach rechts neigt (kippt), so geht der rechte Flügel nach abwärts, der linke wird sehr stark gehoben, der Schwanz wird auf der rechten Seite kurz gespreizt. (Abb. 204.) Bei stärkerer Neigung wird das Bild verwischt, es erfolgen Flügelschläge, bei der Möwe gehen die Flügel in Schwebestellung. Hiebei betragen die Reflexzeiten nach Dittler und Garten (mit Kopfkappe) 30—40 σ.

Alle diese Reflexe sind sehr schön beim sog. „Balanceversuche" zu beobachten, wenn man nämlich eine Taube — am besten mit Kopfkappe, um das Wegfliegen zu verhindern — auf einem Stabe sitzend, durch Drehen bzw. Neigen des Stabes aus dem Gleichgewichte zu bringen versucht.

b) Bei einseitig labyrinthlosen Vögeln.

Tauben zeigen nach einseitiger Labyrinthexstirpation Drehreflexe und Nachreaktionen bei Drehung nach beiden Seiten (Breuer, Ewald, A. van Rossem). Es bestehen nur gewisse quantitative Differenzen insofern, als die Drehreaktionen stärker sind, wenn bei der Drehung das gesunde Labyrinth vorangeht, wie aus folgendem Versuche Ewalds hervorgeht (van Rossem stimmt mit Ewald

		Kopfdrehreflex	Nystagmuswinkel	Nystagmusschlagzahl in 5 Sekunden
Normal	L.-Dr.	80°	20°	15
	R.-Dr.	80°	20°	15
Nach rechtsseitiger Labyrinthexstirpation	L.-Dr.	60°	18°	11
	R.-Dr.	20°	15°	7

völlig überein). An einer blinden Taube wurde der Kopfdrehreflex und der Nystagmus vor und nach rechtsseitiger Labyrinthexstirpation untersucht. An einer anderen Taube wurde im Dunkeln der Augennystagmus registriert; nach rechtsseitiger Labyrinthexstirpation ergaben sich bei Linksdrehung in 5 Sekunden 6 Nystagmusschläge von 8 mm Größe (etwa 10fach vergrößert), bei Rechtsdrehung nur 4 Nystagmusschläge von 7 mm Größe. Groebbels findet, daß schwache Schwanzspreizung nur stattfindet, wenn mit dem gesunden Labyrinth voran rotiert wird; weiter soll beim Kippen zur exstirpierten Seite (rechts) der gleichseitige (rechte) Flügel mehr hängen als beim Kippen zur gesunden (linken) Seite der linke. Es ist ersichtlich, daß im Wesen bei den Vögeln jedes Labyrinth Drehreflexe nach beiden Seiten auszulösen vermag.

c) Bei doppelseitig labyrinthlosen Vögeln.

Alle Autoren (Breuer, Cyon, Ewald, van Rossem, Borries u. a.) sind sich darüber einig, daß bei Tauben nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation und

[1]) Die Versuche wurden mit Kopfkappe gemacht.

Ausschluß des Gesichtssinnes (Kopfkappe, mitdrehender undurchsichtiger Zylinder, Augenexstirpation) sämtliche Drehreaktionen, d. h. Kopfdrehreflex, Kopfnystagmus, Augendrehreflex und Augennystagmus, ebenso alle Nachreaktionen erloschen sind. Nach Borries ebenso nach Entfernung der Bogengänge allein (!). Bei Drehung mit offenen Augen ist hingegen noch ein schwacher Kopfdrehreflex und Kopfnystagmus vorhanden (van Rossem), der als ein rein optisch ausgelöster (optomotorischer) aufzufassen ist. Daß also die *Drehreflexe* in erster Linie *labyrinthärer Genese* sind bzw. *von den Bogengängen ausgelöst* werden, ist damit erwiesen.

Anders ist es mit den Reflexen auf Kippbewegungen. Dieselben sollen nach Trendelenburg auch nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation, wenn auch geschwächt, fortbestehen. Auch Großhirnexstirpation und doppelseitige Durchschneidung der hinteren Wurzeln der Flügelnerven ändert nichts, ja nach Hinterwurzeldurchschneidung sind sie sogar lebhafter, nach Trendelenburg wegen des Wegfalles der normalerweise vorhandenen Reflexdämpfung. Erst Durchtrennung der zum Lumbalplexus gehörigen hinteren Wurzeln (21—27) läßt sie verschwinden.

Daß das Labyrinth beim Zustandekommen der Kippreflexe keine direkte Rolle spiele, versuchte Trendelenburg auch auf folgende Weise zu zeigen. Man kann Kippbewegungen um die wagrechte Körperlängsachse auch ausführen, wenn man den Kopf dabei festhält: trotzdem sind die Flügelreflexe vorhanden. Rotiert man hingegen den Kopf bei festgehaltenem Körper noch so rasch und so ausgiebig, nie tritt auch nur eine Andeutung obiger Reflexe auf. Trendelenburg meint, daß diese Reflexe vorwiegend im Lendenmarke ausgelöst würden. Eine gewisse Stütze dieser Anschauung könnten die Befunde Singers[1]) an Lendenmarktauben bilden; dieser Autor konnte nämlich zeigen, daß z. B. eine Drehung um eine transversale Achse fächerförmiges Spreizen der Steuerfedern des Schwanzes macht. Singer hält es für wahrscheinlich, daß Lageveränderungen der Eingeweide den Ausgang der Erregung bilden könnten.

Es bleibt immerhin eine eigenartige Sache, daß das Labyrinth bei diesen Reflexen keine Rolle spielen soll. Beachtenswert ist jedenfalls, daß die Kippreflexe nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation sehr wesentlich abgeschwächt sind.

d) Bei Vögeln nach Operationen an einzelnen Kanälen.

Wenn man nach Ewald bei einer Taube einen vorderen oder hinteren oder beide vordere und hintere (vertikale) Kanäle plombiert, dabei aber die äußeren Kanäle intakt läßt, und die Taube in der Normalstellung um eine lotrechte Achse dreht, so findet man einige Zeit nach der Plombierung keine Änderungen in dem Verhalten der Drehreaktionen gegenüber dem normalen Tier. Plombiert man aber einen äußeren Kanal, so bekommt man bezüglich der Drehreaktionen unter diesen Bedingungen fast die gleichen Veränderungen wie nach Exstirpation des ganzen Labyrinthes auf derselben Seite. Doppelseitige Plombierung der externen Kanäle läßt den Nystagmus fast völlig verschwinden. Daraus geht hervor, daß die Drehreaktionen bei der Normalstellung (Rotation um lotrechte Achsen) der Taube fast ausschließlich durch die äußeren Bogengänge ausgelöst werden, die angenähert mit der Drehungsachse einen rechten Winkel bilden. Demgegenüber stehen Beobachtungen Bornhardts[2]), der an Tauben nach doppelseitiger Durchschneidung (Durchtrennung) der äußeren Kanäle bei Drehung dieselben Kopfbewegungen gesehen haben will wie bei

[1]) Singer, J.: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Kl., Abt. III, Bd. 89, S. 167. 1884.

[2]) Bornhardt, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 12, S. 471. 1876.

normalen Tieren; allerdings seien diese (auch die Nachreaktionen) häufig sehr schwach gewesen. Da genauere Beschreibungen nicht vorhanden sind, ist eine Beurteilung der Resultate Bornhardts sehr schwierig.

Hierher gehören noch eine Reihe interessanter, allerdings noch nicht abgeschlossener Versuche von Groebbels, die er mir brieflich mitteilt und die zu erwähnen er mich ermächtigt (s. auch weiter unten). Nach Entfernung zweier gleichnamigen Ampullen (z. B. beider vorderer) sind die Flügelreflexe beim Beklopfen stark gesteigert, das Anlegen der Flügel beim Kippen ist stark verzögert. Beim Drehen um den Untersucher schnellen die Flügel über dem Rücken stark gestreckt wiederholt zusammen. Die Kippreaktionen des Schwanzes sind nach Entfernung der gleichnamigen Ampullen beiderseits noch vorhanden. Es scheint Groebbels einstweilen, daß die Kippreaktionen von den Ampullen nicht beeinflußt werden.

b) Reflexe bei „Linearduktionen" (Progressivbewegungen).

Nach Cyon soll eine Taube bei geradliniger Bewegung meist unregelmäßige Kopfbewegungen zeigen, fast regelmäßig trete aber Kopfnystagmus auf. Wird der Versuch an einer Taube mit Kopfkappe gemacht, so fehle der Nystagmus, der Kopf bleibe meistens etwas zurück (siehe auch Ewalds „Progressivremanenz") Borries prüfte dies an Hühnern nach; er konnte bei Linearduktionen in allen drei Richtungen (rechts-links, oben-unten, vorne-hinten) an Hennen und Hähnen nur dann ein Zurückbleiben des Kopfes („fixation") beobachten, wenn die Tiere offene Augen hatten. Nach Augenverschluß mit der Kopfkappe fehlte jede Andeutung eines solchen Reflexes; es handle sich also um rein optische Reflexe.

Ewald, Trendelenburg und Groebbels finden bei einer an den Füßen gehaltenen Taube auf Heben und Senken Flügelspreizung[1]), bei der Möwe kommen die Flügel in Schwebestellung. Man kann den Versuch auch so machen, daß man die Taube mit angelegten Flügeln in einer gewissen Höhe hält und dann fallen läßt. Geschieht das mit dem Bauche nach unten, dann werden die Flügel gehoben, es folgen Flügelschläge und die Taube fliegt weg. Läßt man sie mit dem Rücken nach unten fallen, dann werden die Flügel geöffnet und gehoben; das Tier dreht sich mit einigen Flügelschlägen um und fliegt weg. Die Kopfkappe ändert nichts am Ausfalle des Versuches (Trendelenburg). Wird das Tier am Rücken oder an den nach oben ausgestreckten Flügeln gehalten und schnell nach unten gesenkt, so erfolgt eine Schwanzhebung, die Beine werden nach vorne ausgestreckt und die Zehen gespreizt. Groebbels nennt dies „Landungsreaktion"[2]), weil diese beim Landen der Vögel zu sehen ist. Nach Verschluß der Augen waren diese Reflexe öfters stärker zu beobachten. Beim schnellen Heben erfolgte nichts. Ganz ähnliche Erscheinungen sind zu sehen, wenn das Tier in Rückenlage analog bewegt wird. Wird eine Taube rasch nach vorne, hinten oder seitlich bewegt, so erfolgt einmalige Schwanz- und Zehenspreizung; nach Augenverschluß werden diese Effekte undeutlich. Nach Entfernung des Vorderhirns fehlten diese Reflexe. Nach Exstirpation eines Labyrinthes traten geringe Modifikationen auf.

Nach beiderseitiger Durchschneidung der zu den Flügelnerven gehörigen Hinterwurzeln sind beim Fallversuche die Flügelreflexe (Spreizung und Hebung) sehr energisch, die Flügel klappen geradezu aneinander; aber zumeist bleiben die

[1]) Nach einseitiger Labyrinthexstirpation bewegt sich der Flügel der operierten Seite schwächer.

[2]) Hierher gehört auch folgender Versuch Ewalds: Läßt man eine nromale Taube mit angebundenen Flügeln fallen, so fängt sie den Fall infolge der durch die Linearduktion hervorgerufenen Beinstreckung (s. Magnussche Liftreaktion bei Säugern) mit den Beinen auf.

Flügelschläge, speziell bei verdeckten Augen, aus. Die mit dem Rücken nach abwärts fallengelassene Taube ist nicht mehr imstande, sich aktiv umzudrehen.

Bezüglich der Genese der Flügelreflexe bei Linearduktionen berichtet Trendelenburg, daß sie nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation, wenn auch geschwächt, erhalten seien. Wenn dieser Autor bei festgehaltenem Kopfe den Taubenkörper senkte, was infolge genügender Beweglichkeit des Halses ausreichend möglich ist, so traten die Flügelreflexe auf, obwohl doch dabei eine Labyrinthwirkung völlig ausgeschlossen ist. Es handle sich deshalb hier in ähnlicher Weise wie bei den Kippreflexen um Reflexfunktionen des Lendenmarkes. Groebbels schreibt mir, daß die Progressivreaktionen des Schwanzes, und der Flügel nach Entfernung von gleichnamigen Ampullen beiderseits erhalten seien.

Anders ist es offenbar mit der „Landungsreaktion" (Beinstreckung und Zehenspreizen). Ewald schreibt, daß seine labyrinthlosen Tauben, mit angebundenen Flügeln fallen gelassen, beim Auffallen mit den Beinen einknicken und mit der Brust auf den Boden aufschlagen. Das bedeutet ein Fehlen der Landungsreaktion, die also wohl labyrinthären Ursprungs ist. In gewisser Übereinstimmung damit steht auch der mir brieflich mitgeteilte Befund von Groebbels daß die Landungsreaktion fehlt, wenn je zwei gleichnamige Ampullen beiderseits entfernt sind, daß sie aber vorhanden ist, wenn 1—3 Ampullen nur einseitig entfernt werden.

2. Effekte inadäquater Reizungen.

a) Reflexe bei thermischen Beeinflussungen.

α) Bei normalen Vögeln.

Daß thermische Einflüsse das Labyrinth erregen können, ist eine altbekannte Tatsache. Schon Brown-Séquard[1]) machte 1860 darauf aufmerksam; 1871 machte Hitzig[2]) seinen bekannten Versuch, indem er bei Kaninchen an Stelle des exstirpierten Flocculus ein Eisstückchen brachte und so, wenn auch unbewußt, die Bogengänge beeinflußte, wie aus der Beschreibung der Reaktionen des Kaninchens hervorgeht. Löwenberg[3]) berichtete 1873, daß Kontakt mit temperierter Luft genügt, um die Bogengänge stark zu beeinflussen. Bornhardt[4]) kühlte bei Tauben (1876) die hinteren Kanäle, indem er feingespitzte Eisstückchen anlegte; er sah dabei sogleich rasche Bewegungen der Augenlider (die Augen waren geschlossen). Es traten speziell nach längerem Kühlen beider hinterer Kanäle Umwerfen des Kopfes nach hinten und die Tendenz zum Fallen nach rückwärts auf. Die Erscheinungen verschwanden nach einigen Minuten spurlos. Bornhardt bemerkt, daß die Kühlung ähnliche, nur schwächere und vorübergehende Erscheinungen hervorruft, wie Durchschneidung. Dieselben Effekte erzielte er mit Aufbringen von Äther auf die Kanäle, nur blieben dauernde Schädigungen zurück. Seine Versuche der Durchbrennung einzelner Kanäle mit einem glühenden Drahte sind grob und kommen einer schweren Läsion gleich[5]). Ebenso steht es mit den Experimenten Spamers[6]), der gleichfalls einzelne Kanäle mit dem Thermokauter durchbrannte. Erst die Versuche von

[1]) Brown Séquard, C. E.: Course of lectures on the physiology and pathology of the central nervous system. Philadelphia 1860, S. 187.

[2]) Hitzig, E.: Untersuchungen über das Gehirn. S. 389. Berlin 1904.

[3]) Löwenberg: Arch. f. Augen- u. Ohrenheilk. Bd. 3, S. 1. 1873.

[4]) Bornhardt, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 12, S. 471. 1876.

[5]) Eine solche Versengung z. B. des linken äußeren Kanals erzeugt zunächst einen Kopfdrehreflex und Augendrehreflex nach rechts.

[6]) Spamer, C.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 21, S. 479. 1880.

Breuer[1]), Kubo[2]) und Popp[3]) bringen bei den Vögeln wesentliche Fortschritte[4]). Breuer brachte auf die einzelnen Ampullen (Kanäle) entweder isoliert einen Tropfen kalten Wassers auf oder berührte mit einem kalten Metallstäbchen; andererseits wurde ein Galvanokauter benützt, wobei aber Sorge getragen war, daß derselbe nicht zu heiß wurde. Seine nicht leicht verständlichen Resultate an Tauben gipfeln darin, daß durch solche Temperatureinflüsse Kopfbewegungen in der Ebene des gereizten Kanals nach beiden Richtungen hervorgerufen werden können. Kühlung (ebenso Erwärmung) der Utriculushälfte der Ampulle erzeugte gewöhnlich Kopfbewegungen nach derselben (beeinflußten) Seite, während eine solche Beeinflussung der Kanalhälfte der Ampulle in der Regel Kopfbewegungen nach der Gegenseite auftreten ließ. In gewissem Sinne hierhergehörig sind auch die Versuche Breuers[5]) durch Aufblasen eines Luftstromes auf bloßgelegte häutige Kanäle, wo gleichfalls Kopfbewegungen in der Ebene des gereizten Kanales gesehen wurden, wenn es sich auch hierbei gleichzeitig um eine mechanische Reizung handeln kann. Ewald legte einen freigelegten häutigen Kanal (Brückenpräparat) auf einen dünnen Platindraht und erwärmte diesen stark, ohne jedoch den Kanal durchzubrennen; er sah Kopfbewegungen (bei Tauben) in der Kanalebene zum Ampullenende. Da es bei seinen Versuchen zu Dampfentwicklung in den Kanälen kam — schwächere Abkühlungen oder Erwärmungen hätten nur sehr schwache Reaktionen bewirkt —, lehnt er diese Methode der „mechanischen" Reizung ab. Kubo betrachtete vornehmlich den Augennystagmus bei festgehaltenem Kopfe. Wird auf die freigelegten Bogengänge kaltes Wasser (14—15° C) aufgespritzt, so tritt ein horizontaler Nystagmus mit der schnellen Komponente zur Gegenseite ein; wird also das linke Labyrinth abgekühlt, so schlägt der Augennystagmus nach rechts. Bespritzung mit heißem Wasser (62—70° C) erzeugt hingegen Augennystagmus mit der schnellen Komponente zur gleichen Seite. Anblasen mit kalter oder warmer Luft erzielte die gleichen Effekte. Bei Freigabe des Kopfes tritt Kopfnystagmus auf. Die Versuche waren alle in Bauchlage ausgeführt worden, da Lagewechsel des Körpers keine Änderung der Richtung, vielmehr nur der Geschwindigkeit des Nystagmus erkennen ließ (von Borries bestritten, siehe unten). Anlegen eines kalten Stäbchens an einen äußeren Kanal erzeugt Nystagmus am gleichseitigen Auge[6]) zur Gegenseite, Anlegen eines heißen Stäbchens Nystagmus zur gleichen Seite; Kältewirkung am hinteren Kanale erzeugt Nystagmus des gleichseitigen Auges nach unten, Wärme umgekehrt. Beim vorderen (vertikalen) Kanale bewirkt ein kaltes Stäbchen eine Rollung des gleichseitigen Auges meist im Sinne des Uhrzeigers; Wärme wirkt undeutlich, meist entsteht rotatorischer Nystagmus entgegen dem Uhrzeigersinne[7]). Kubo stellte also an der Taube erstmalig sicher die gegensätzliche Wirkung von Warm und Kalt fest. Am besten sind Popps Versuche; dieser Autor verwendete einen winzigen Gummiballon (1,5 mm Durchmesser), der an eine kleine Doppelkanüle angesetzt war und so von einem höherstehenden Druckgefäße mit genau temperiertem Wasser (Thermometer!) durchströmt werden konnte. Es erwies sich aber schon eine ganz kleine Verschiebung der

[1]) Breuer, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 44, S. 135. 1889.
[2]) Kubo, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 114, S. 143. 1906.
[3]) Popp, H.: Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 47, S. 352. 1913.
[4]) Siehe auch M. Bartels: v. Graefes Arch. f. Ophth. Bd. 76, S. 1. 1910.
[5]) Breuer, J.: Med. Jahrb. d. österr. Staates 1875, S. 87.
[6]) J. Kubo beobachtete aus praktischen Gründen nur das gleichseitige Auge. Wenn es auch heute sicher ist, daß die ursprüngliche vestibulare Reaktion die langsame Phase des Nystagmus (der Augendrehreflex) ist, so bezeichnen wir doch immer, wie üblich, die Richtung des Nystagmus nach der schnellen Komponente.
[7]) In letzteren beiden Fällen wurden jedoch auch umgekehrte Resultate gesehen.

Flüssigkeitssäule (Druck auf den Zuleitungsschlauch) als genügend, Wasser von Zimmertemperatur als kalt genug. Zur Erwärmung war um die Doppelkanüle ein Neusilberdraht gewickelt, der mittels galvanischen Stromes erhitzt wurde. Oder es wurde ein winziger Galvanokauter verwendet, der nur auf 45—60° erhitzt wurde. Die Apparatchen wurden auf den Kopf der unter einer Glasglocke freibeweglichen Taube aufgegipst und konnten genau auf die einzelnen Ampullen fix angelegt werden. Zur Ausschaltung des Einflusses des Gesichtssinnes wurde doppelseitige Evisceratio bulbi vorgenommen. Lag der Gummiballon einige Zeit an einer äußeren Ampulle (rechten), so war die Taube ganz ruhig; das Wasser im Ballon (1,5—2 cmm) hatte offenbar Körpertemperatur angenommen. Ein geringer Druck auf den Zuführungsschlauch (Einbringen von Wasser von Zimmertemperatur, also Abkühlung) bewirkte jedesmal einen Kopfdrehreflex nach rechts und einen schwachen Nystagmus nach links (wie bei Linksdrehung). Nach einigen Sekunden, bis das Wasser im Ballon wieder Körpertemperatur hatte, war der Kopf wieder ruhig; der Versuch ließ sich beliebig oft wiederholen. Wurde die Doppelkanüle etwas erwärmt und dann auf den Zuleitungsschlauch gedrückt (Einbringen von warmem Wasser in den Gummiballon), dann war ein Kopfdrehreflex nach links und schwacher Nystagmus nach rechts zu sehen. Dasselbe wurde mit dem Galvanokauter gefunden. Die Abkühlung resp. Erwärmung geschah immer an derselben Stelle der Ampulle. Es genügen also erstaunlich geringe Wassermengen (Temperaturverschiebungen), um jedesmal sichere, bei *Warm* und *Kalt entgegengesetzte Wirkungen* zu erzielen[1]). Ließ Popp nur wenige Minuten durch den Gummiballon Wasser von Zimmertemperatur durchfließen, so versagte der Versuch nachher auf einige Stunden vollständig.

Kubo und Popp sahen bei Einspritzungen von heißem und kaltem Wasser in den Gehörgang von Tauben keine vestibularen Reflexe, Popp auch dann nicht, wenn er nach dem Vorgange von Friedmann[2]) das bei Vögeln ziemlich dicke Trommelfell durchschnitten hatte. Aber in einem solchen Falle wurde durch vorangegangene Warmspülung der Nystagmus nach Drehung verstärkt, durch vorausgegangene Kaltspülung herabgesetzt. Demgegenüber stehen die Beobachtungen von Borries[3]), der bei Tauben mit Kopfkappen durch eine in den äußeren Gehörgang eingeführte Kanüle heißes Wasser (60° C) und Eiswasser einspritzte und an 34 Tauben mit Sicherheit Kopfnystagmus in folgender Weise beobachtete[4]): Kaltspülung erzeugte bei Normalstellung der Taube regelmäßig Kopfnystagmus zur Gegenseite, bei einer Neigung der Taube um 90° nach vorne Kopfnystagmus zur gleichen Seite. Heißspülung gab in allen Fällen das genau entgegengesetzte Resultat. Bei 90grädiger Seitwärtsneigung der Taube (zur nichtgespülten oder gespülten Seite) ergab sich bei Kaltspülung in den meisten Fällen gleichfalls Umkehr der Reaktion, d. h. Kopfnystagmus zur gespülten Seite trat auf; in einigen Fällen ergaben sich Kompli-

[1]) Daß beim Menschen bezüglich des kalorischen Nystagmus ähnliche Verhältnisse vorliegen, zeigt die Minimalspülungsmethode Kobraks. Noch feiner läßt sich dieser Nachweis durch die Beobachtungen subjektiver Erscheinungen (der Drehempfindungen) herausarbeiten; s. diesbezüglich M. H. Fischer u. E. Wodak: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 3, S. 198. 1922. Über Messungen, welche die äußerst feinen Temperaturbewegungen im Felsenbein nach Spülungen des äußeren Gehörganges nachweisen, s. G. Schmalz u. G. Völger: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 204, S. 708. 1924.

[2]) Friedmann: Über künstliche Reizung des Ohrlabyrinths. Dissert. Straßburg 1901.

[3]) Borries, G. V. Th.: Studier over vestibulaer nystagmus. Kopenhagen 1920 u. Acta otolaryngol. Bd. 2, S. 398. 1921.

[4]) Ich selbst habe gelegentlich an Krähen unter diesen Umständen bei Kaltspülung auch einen Augennystagmus zur Gegenseite gesehen; ein Tier hatte zufällig (offenbar infolge Verletzung) ein Auge erblindet, an welchem auch nach Verdeckung des anderen der Nystagmus zu sehen war. Allerdings war dieser Nystagmus von geringer Frequenz.

kationen. Bei Warmspülung trat nur dann Umkehr der Reaktion ein, d. h. Kopfnystagmus zur nichtgespülten Seite auf, wenn die Tauben um 90° zur nichtgespülten Seite seitwärts geneigt wurden; im anderen Falle (Neigung zur gespülten Seite) trat in den meisten Fällen entweder eine Abnahme oder gar keine Änderung des Nystagmus auf. Das Bemerkenswerteste an den Untersuchungen von Borries ist, abgesehen von den gegensätzlichen Effekten von Warm und Kalt, die Richtungsänderung des Kopfnystagmus bei Lageveränderung des Körpers.

Es sei an dieser Stelle in Hinsicht auf die Streitfrage der Auslösung der kalorischen Vestibularisreflexe nicht vergessen darauf hinzuweisen, daß Rossi[1]) sowie Maier und Lion[2]) am freigelegten Fisch- und Taubenlabyrinthe nach Eröffnung der knöchernen Bogengänge und Aufhellung der häutigen mittels Glycerin in denselben bei Kalt- und Warmspülung des äußeren Gehörganges unter gewissen Bedingungen entgegengesetzte Endolymphströmungen beobachten konnten.

β) Bei Vögeln nach Plombierung, Durchschneidung einzelner Bogengänge, resp. Entfernung der Bogengänge.

Schon Kubo stellte fest, daß nach Durchschneidung aller drei Bogengänge die kalorischen Reaktionen, entgegengesetzte Effekte bei Kalt- bzw. Heißspülung der Kanäle unverändert fortbestehen bleiben; sie verschwinden erst nach Zerstörung der Nervenzweige des Octavus. Popp hat dann bei einem Versuche in einen hinteren Kanal knapp oberhalb der Ampulle nach der Ewaldschen Methode eine Plombe eingesetzt, ohne daß sich bei der Erwärmung der Ampulle das Resultat geändert hätte, es traten Kopfbewegungen in der Ebene dieses Kanals auf, nur der Nystagmus war weniger ausgesprochen. Fujimori[3]) hat diese Versuche auch an der Taube wieder aufgenommen. Er arbeitete hauptsächlich am äußeren Bogengange und konnte durch Berührung der Ampulle desselben mit einer warmen Sonde einen typischen Kopfdrehreflex zur Gegenseite und Kopfnystagmus zur gleichen Seite beobachten. Durch Plombierung des betreffenden Kanals mit Silberamalgam nach Ewald wurde an der Reaktion nichts geändert. Selbst nach Plombierung aller drei Bogengänge waren die kalorischen Reflexe noch auslösbar. Letzterer Versuch war übrigens schon von Borries mit dem genau gleichen Resultate angestellt worden.

Borries entfernte bei 7 Tauben beiderseits sämtliche häutigen Kanäle mit ihren Ampullen und Cristen; die kalorischen Reflexe waren bei Einspritzung von kaltem und heißem Wasser in den äußeren Gehörgang nichtsdestoweniger in ihrer Gegensätzlichkeit vollkommen erhalten. Selbst der Richtungswechsel nach Änderung der Körperlage war nachzuweisen. Fujimori bestätigt mit seiner Methode die Resultate von Borries, die kalorischen Reflexe seien allerdings viel schwächer. Thornwall[4]) hingegen konnte bei einer Nachprüfung Borries' Versuche nicht zu den gleichen Resultaten kommen.

Aus all diesen Versuchen geht hervor, wie weit wir noch davon entfernt sind, eine Entscheidung zugunsten irgendeiner Theorie, sei es der Strömungstheorie Báránys oder der Hemmungstheorie Bartels, zu fällen. Beide liefern jedenfalls Wertvolles als Arbeitshypothesen und erweisen damit ihre Berechtigung, nicht aber ihre Richtigkeit. Für beide lassen sich derzeit Argumente und Gegenargumente in genügender Zahl beibringen[5]).

[1]) Rossi, P.: Arch. di fisiol. Bd. 13, S. 335. 1915 u. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 193, S. 462. 1922.

[2]) Maier, M. u. H. Lion: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 187, S. 47. 1921.

[3]) Fujimori, S.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 82, S. 1. 1924; Klin. Wochenschr. Bd. 3, S. 2196. 1924. S. auch Thielemann: Ebenda Bd. 3, S. 2195. 1924.

[4]) Thornwall, A.: Acta otolaryngol. Bd. 5, S. 203. 1922.

[5]) Siehe dazu M. Bartels: v. Graefes Arch. f. Ophth. Bd. 110, S. 435. 1922.

b) Reflexe bei elektrischen Reizungen.

a) Bei normalen Vögeln.

Galvanische Querdurchströmung des Kopfes [es muß sich dabei nicht unbedingt um eine Querdurchströmung in dem Sinne handeln, daß beide Elektroden in oder neben den Gehörgängen sitzen; es kann auch eine indifferente Elektrode z. B. an der Brust liegen (Ewald)] bei Vögeln wurde in verschiedener Weise von Spamer[1]), Breuer[2]), Ewald[3]), Strehl[4]), Jensen[5]) u. a. vorgenommen. Die genauesten Beobachtungen stammen von Jensen[6]). Bereits bei Stromstärken von 0,05—0,1 MA[7]) tritt bei der *Schließung* eine *Neigung des Kopfes zur Anode* von etwa 15° auf; dieselbe kann bei zunehmender Stromstärke auf 90°, ja bis fast 180° anwachsen. Diese Bewegungen („Schließungsdauerreaktionen" nach Jensen) sind durch eine ziemlich geringe Geschwindigkeit ausgezeichnet, die Zeit bis zum völligen Ausgeprägtsein beträgt mindestens 1 Sekunde. Die Kopfneigungen bleiben während der Dauer der Durchströmung einige Zeit fast unverändert (Jensen), bei langer Stromdauer nehmen sie immer mehr und mehr bis auf ein Minimum ab, das dauernd bestehen bleibt (Ewald). Von einem gewissen Neigungswinkel des Kopfes an (gewisse Stromstärke) tritt typischer *Kopfnystagmus zur Kathode* auf, der bei schwächeren Strömen deutlich die zwei charakteristischen Phasen erkennen läßt. Bei stärkeren Strömen erscheinen zunächst zuckende, pendelnde Kopfbewegungen, erst später kommt der typische Nystagmus allmählich zum Ausdruck. Bei der Schließung stärkerer Ströme (etwa von 0,3 MA an) tritt zunächst eine ruckartige, schnell verlaufende Drehung und Neigung des Kopfes zur Anode verbunden mit Rückwärtsbeugung auf, die Jensen als „Schließungszuckungsreaktion" bezeichnet [es handelt sich hierbei wahrscheinlich um dasselbe, was Ewald als Nebenreaktion bezeichnet[8])]. Daneben entsteht allmählich die Neigung des Kopfes zur Anode („Schließungsdauerreaktion"). Ewald konnte die Nebenreaktionen verhindern, wenn er den Strom allmählich ansteigen ließ, es trat allein die Kopfneigung zur Anode auf. Breuer bezeichnet die gleichfalls von ihm beobachtete Kopfneigung zur Anode als „diffuse Reaktion". Bei der *Öffnung* von schwachen galvanischen Strömen geht der *Kopf langsam in seine Normalstellung* zurück; überschritten die Ströme eine gewisse Stärke, so tritt bei der Öffnung eine langsame *Neigung zur Kathode* auf („Öffnungsdauerreaktion" nach Jensen), welche sich ebenfalls mit der Stromstärke bis zu 45° vergrößert. Auch typischer *Nachnystagmus* tritt ein. Von 0,8 MA an entsteht auch bei der Öffnung eine der „Schließungsreaktion" analoge, blitzartig verlaufende, aber schwächere „Öffnungsreaktion", welche öfter mit einem sehr stürmischen Nachnystagmus verbunden ist. Nach einiger Zeit (ca. 1 Minute) ist der Kopf wieder ruhig in seine Normalstellung zurückgekehrt.

---

[1]) Spamer, C.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 21, S. 479. 1880.

[2]) Breuer, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 44, S. 135. 1889 u. Med. Jahrb. d. österr. Staates 1874, S. 72.

[3]) Ewald, J. R.: Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1890, S. 753 u. Nervus octavus.

[4]) Strehl, H.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 61, S. 205. 1895.

[5]) Jensen, P.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 64, S. 182. 1896.

[6]) Seine Tauben trugen alle die Ewaldsche Kopfkappe und waren entweder in dem Bernsteinschen oder dem Ewaldschen Taubenhalter festgebunden, weil der hypnoseartige Zustand, in den sie unter solchen Bedingungen verfallen, sich für diese Versuche am günstigsten erwies.

[7]) Es ist selbstverständlich, daß diese Zahlen keine absoluten Werte angeben können; sie beziehen sich auf Jensens Versuchsanordnung.

[8]) Ewald sah an der Kathode bei der galvanischen Querdurchströmung des Kopfes Pupillenerweiterung, an der Anode Verengerung; er hält diese Effekte durch Stromschleifen bedingt, da sie auch nach Labyrinthexstirpation vorhanden waren.

Spamer, der u. a. auch zwei gleichnamige Kanäle beider Labyrinthe mit Drähten umwickelte und so durchströmte, sah an der freistehenden Taube unter solchen Umständen bei stärkeren Strömen auch kräftige Flügelbewegungen, Kreisbewegungen zur Anodenseite und selbst Umfallen zur Anode hin auftreten; bei der Öffnung traten auch Kreisbewegungen zur Kathode auf. Eine Menge anderer Details sind unwesentlich, da sie offenbar mit dem Labyrinth nichts zu tun haben. Ewald legte eine indifferente Elektrode an die Brust, eine zweite irgendwo an eine Ampulle; die Resultate waren immer die gleichen wie bei einer Gesamtreizung des Labyrinths. Ebendasselbe gilt, wenn eine Elektrode in die Plombe eines Kanals eingeführt wurde. Lag eine Elektrode median an der Brust, die zweite geteilt in gleicher Weise an beiden Ohren, so trat niemals ein Effekt ein.

Galvanische Reizungen einzelner Kanäle versuchten Spamer, Breuer und Ewald. Beim Anlegen der Elektroden an einen äußeren oder hinteren Kanal sah Spamer Neigung auf eine Seite bis zum Umfallen, Drehungen des ganzen Körpers nach dieser Seite, evtl. auch Überschlagen nach hinten. Es ist ausgeschlossen, daß es sich dabei um Reizungen eines einzelnen Kanals gehandelt haben kann. Interessant ist ein Versuch, den auch Ewald bestätigt; liegt beispielsweise an der Ampulle eines äußeren Kanals die Anode, die Kathode am Bogengang, so erfolgt die Neigung des Kopfes (Körpers, Umfallen usw.) zur gleichen Seite, liegen die Elektroden umgekehrt, zur Gegenseite. Breuer meint isolierte Ampullenreizungen ausgeführt zu haben. Er fand allerdings neben der „diffusen Reaktion" häufig Kopfneigungen in der Ebene des Kanals der gereizten Ampulle; kaum gelang es am äußeren Kanale, dort traten immer „diffuse Reaktionen" „störend" auf[1]), Breuer hält sie für bedingt durch Reizung der Macula sacculi und utriculi. Es ist auch hier Ewald beizupflichten, der Breuers Anschauungen ablehnt.

Reizungen an den einzelnen Kanälen mit *faradischen Strömen* wurden von Cyon und Spamer vorgenommen, ohne daß sie zu klaren Ergebnissen gelangt wären; es handelte sich in diesen Fällen wohl zumeist um gleichzeitige Verletzungen an den Bogengängen bzw. um Nebeneffekte durch Stromschleifen. Breuer fand den faradischen Strom wirkungslos, was mit den modernen Erfahrungen übereinstimmt.

β) Bei Vögeln nach Labyrinthexstirpation bzw. Schädigung der Bogengänge.

Ewald fand nach *doppelseitiger Labyrinthexstirpation*, daß Stromstärken, die früher deutliche und sichere Effekte ausgelöst hatten, nunmehr völlig wirkungslos blieben. Bei stärkeren Strömen sah er zuckende Bewegungen des Kopfes auftreten, wozu evtl. Flügelheben und Einknicken der Tiere hinzukam. Strehl bestreitet das, es seien auch bei doppelseitig labyrinthlosen Tauben keine stärkeren Ströme notwendig gewesen, um die typische Kopfneigung zur Anode zu erzielen. Die „Nebenreaktion" könne nicht zu der Erklärung dieser Befunde herangezogen werden. Jensen unterwarf daher diese Frage einer erneuerten genauen Prüfung; es standen ihm Tauben zur Verfügung, an denen etwa vor einem Jahr von Matte die doppelseitige Labyrinthexstirpation vorgenommen worden war. Von 0,25 MA an kamen bei der Schließung zuckende Bewegungen des Kopfes zum Vorschein, die ganz die Charakteristica der oben beschriebenen „Schließungszuckungsreaktion" hatten und die mit zunehmender Stromstärke stärker wurden, von 0,7 MA trat auch bei der Öffnung eine „Öffnungszuckungs-

[1]) Zu ähnlichen Ergebnissen kam E. Berthold (Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 9, S. 77. 1875); er sah bei Reizung der äußeren und der hinteren Kanäle Kopfneigung zur Anode und Nystagmus, wenn es auch den Anschein hatte, als ob im letzteren Falle auch eine Bewegungskomponente in der Ebene des hinteren Bogenganges aufgetreten wäre.

reaktion" auf. Während des Stromdurchganges erschienen von einer gewissen Stromstärke an auch Pendelbewegungen des Kopfes, die aber nicht wie der typische Kopfnystagmus einen deutlichen Unterschied zwischen schneller und langsamer Phase erkennen ließen. Man konnte auch manchmal finden, daß von 0,7 MA an, meist erst von 1 MA an, der Kopf der Taube nach der „Schließungszuckungsreaktion" nicht mehr in die Normalstellung zurückging, sondern nach der Anode geneigt blieb. Bei 1,8 MA bestand diese Dauerwirkung im Maximum in einer Anodenneigung von 15° und in einer Anodendrehung und Rückwärtsbewegung von je 30°. Dieselbe verschwand bei der Öffnung, wo sich eine analoge Reaktion nicht nachweisen ließ.

Infolge dieser markanten Unterschiede besteht sonach wohl kaum ein Zweifel, daß es Jensen gelungen ist nachzuweisen, daß die „Schließungs- und Öffnungsdauerreaktionen" und der typische Kopfnystagmus bei galvanischer Querdurchströmung des Kopfes labyrinthärer Genese sind. Worauf die Nebenreaktionen zurückzuführen sind, wozu auch die oben bei labyrinthlosen Tauben beschriebene Dauerneigung zur Anode zu rechnen wäre, etwa auf Reizung gewisser motorischer Zentren[1]), bleibe dahingestellt. Wäre letztere an frisch operierten Tauben stärker als an länger operierten, was aber in Frage steht, so bestände die Möglichkeit, sie auf eine Erregung des Octavusstammes („Stammreaktion" nach Ewald) zurückzuführen. Nach Ewald sollen keine Unterschiede bestehen.

Durch *Großhirnexstirpation* wurden die galvanischen Reaktionen nicht geändert (Jensen). Weniger Interessantes bieten Jensens Narkoseversuche. *Kleinhirnreizung* mit galvanischen Strömen gibt nie annähernd so starke Resultate als direkte Labyrinthreizung, das wies bereits Spamer nach. Breuer bestätigte es; bekommt man vom Kleinhirne aus (eine Elektrode am Bauche, die andere ins Kleinhirn eingestochen) keine Kopfneigung mehr, so tritt diese prompt wieder auf, wenn man die Nadel aus dem Kleinhirne herauszieht und damit das Kreuz der Bogengänge berührt. Damit erscheint der Beweis gegeben, daß der Erregung des Kleinhirns bei der Auslösung unserer galvanischen Reaktionen eine untergeordnete Rolle beizumessen ist. Versuche an Vögeln nach Kleinhirnentfernung fehlen.

Ewalds Versuch nach *einseitiger Labyrinthexstirpation* ergab, daß (indifferente Elektrode am Brustbein) nur dann eine deutliche Kopfneigung zur Gegenseite auftrat, wenn die Kathode am unversehrten Ohre lag; bei der Anode hingegen verhielt sich die „Taube ungefähr wie die doppelt operierte", es kam keine starke Kopfneigung zustande[2]).

Spamers Experimente nach Durchschneidung einzelner oder Entfernung aller Kanäle sind nicht vollkommen durchsichtig. Im allgemeinen wurde dadurch der Ausfall des Versuches nicht wesentlich geändert.

c) Reflexe bei mechanischen Reizungen.

Hier läßt sich nicht scharf zwischen Reizungen an unverletzten Normaltieren und an verletzten scheiden, denn die mechanischen Reizungen sind in vielen Fällen mit Verletzungen verbunden; immer handelt es sich mindestens um einen Verlust von Perilymphe, der bei der Eröffnung der knöchernen Kanäle unvermeidlich ist.

[1]) Sie sind an eben erstickten Tauben verschwunden.

[2]) Treten bei einseitig labyrinthlosen Tauben Kopfverdrehungen (s. unten) auf, so verschwinden diese, wenn man die Anode an die gesunde Seite legt (Ewald); bestätigt von Matte (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 57, S. 437. 1874).

Die ersten diesbezüglichen Versuche stammen von Flourens[1]), sie wurden später in mannigfacher Weise von Breuer[2]) und fast gleichzeitig von Bornhardt[3]) fortgesetzt; auch von Cyon stammen einschlägige Beobachtungen, die schönsten und besten von Ewald. Wenn man einen häutigen Kanal nach Eröffnung des knöchernen mit einer stumpfen Nadel, einer weichen Borste, einem Papierstöpselchen usw. berührt, so erhält man Kopfbewegungen in der Ebene des betreffenden Kanals (Breuer, Bornhardt). Man kann dasselbe auch durch Aufblasen eines Luftstromes (evtl. auch kalorische Beeinflussung) oder durch plötzliches Ansaugen der Perilymphe mittels Filterpapier erreichen[4]). Gröber ist der Versuch durch Aufheben des häutigen Kanals mit einem Häkchen bzw. durch Einstechen einer Nadel. Bei Wiederholung werden die Effekte immer schwächer, es sind gewöhnlich immer stärkere Reize notwendig. Bei Berührung (Einstechen), Aufblasen von Luft (Druckerhöhung im Kanal) erfolgen die Kopfbewegungen in der Regel zum ampullaren Ende hin[5]); wird also z. B. am linken äußeren Kanal experimentiert, so erfolgen die Kopfbewegungen nach rechts; Absaugen von Perilymphe erzeugt sie nach links. Den Blaseversuch modifizierte Breuer später: blies er einen Luftstrom ampullopetal, so erfolgte auch die Kopfbewegung zur Ampulle, blies er ampullofugal, so trat auch eine gleichgerichtete Kopfbewegung ein. Ewald verhält sich allen diesen Versuchen gegenüber sehr skeptisch. Cyon versuchte an Stelle der abgelaufenen Perilymphe flüssige Gelatine einzuspritzen, die er dann erkalten ließ. Trotz einer solchen Immobilisierung (es ist zweifelhaft, ob der Versuch vollkommen gelungen war) will er keine Effekte gesehen haben, ebenso dann nicht, wenn er feine Laminariastifte einführte, die bei ihrer Quellung die membranösen Kanäle sehr stark preßten. Letzteres erscheint dadurch verständlich, daß die Kompression ganz allmählich erfolgte.

Es sei hier einiges über *Bewegungen der Perilymphe* eingeschoben. Cyon sah eine solche erstmalig und schob sie auf Pulsationen der Gefäße der häutigen Kanäle. Ewald[6]) registrierte die Druckschwankungen mit einem eingesetzten kleinen Manometer; er konnte zeigen, daß sie jedoch von Änderungen der Trommelfellspannungen via Columella bewirkt werden. Solche Spannungsänderungen des Trommelfells treten nun an Tauben bei Schnabelbewegungen auf, weshalb diesen parallel Druckschwankungen der Perilymphe erscheinen. Daher kommt auch das Zusammenfallen derselben mit den Atmungsbewegungen, denn die Taube macht synchron mit der Atmung Schnabelbewegungen.

Ewald nahm mechanische Reizungen vor, indem er nach Verfertigung eines Brückenpräparates den auf eine Strecke freigelegten Kanal mit einer Pinzette komprimierte, wobei heftige Kopfbewegungen zu sehen waren. Weiters stülpte er über das Ampullenende eines durchschnittenen äußeren (z. B. rechten) Kanals einen mit physiologischer Kochsalzlösung gefüllten Gummischlauch, dessen anderes Ende verschlossen wurde. Das andere Kanalende war plombiert. Jeder Druck auf den Schlauch erzeugte eine Kopfbewegung in der Kanalebene zur Gegenseite (Ampulle), bei Nachlassen des Druckes eine schwächere zur gleichen

---

[1]) Flourens, P.: Ann. de science natur. Bd. 15, S. 118. 1828 u. Paris 1842.

[2]) Breuer, J.: Med. Jahrb. d. österr. Staates 1874, S. 72 u. 1875, S. 87, sowie Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 44, S. 135. 1889.

[3]) Bornhardt, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 12, S. 471. 1876.

[4]) Cyon diskutiert dagegen mit dem Argument, daß einfaches Abfließen von Perilymphe gar keinen Effekt hat; er übersieht dabei aber, daß bei diesem Prozesse wohl die Geschwindigkeit des Abflusses eine wesentliche Rolle spielt.

[5]) Ebenso, wenn man den Kanal emporhebt; nur ist die Kopfwendung dabei sehr kräftig und verbunden mit Kopfnystagmus (Bornhardt).

[6]) Ewald, J. R.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 44, S. 319. 1889.

Seite. Bei der Wiederholung waren immer stärkere Reize nötig, die Resultate wurden unregelmäßig und blieben schließlich ganz aus, besonders wenn das freie Kanalende nicht plombiert war, so daß Peri- und Endolymphe dort ausfloß. Durch einen sehr starken Druck war in solchen Fällen vor Erlöschen der Erregbarkeit gelegentlich eine Kopfverdrehung zu erzeugen, wie sie später nach einseitiger Labyrinthexstirpation geschildert werden wird, nur mit dem Unterschiede, daß sie zur Seite des gereizten Labyrinthes erfolgte. Weiters setzte Ewald in eine feine Öffnung eines äußeren knöchernen Kanals — ohne dabei den häutigen Bogengang zu verletzten —, eine dünne Glasröhre ein, die mit einem Gummischlauch verbunden wurde; der Gummischlauch führte zu einer Spritze oder einem Druckgefäß. Nur bei raschen Druckänderungen (Vermehren oder Vermindern) traten, wenn auch nur relativ schwache, Labyrinthreflexe auf. Wurde der Versuch so eingerichtet, daß durch Anlegen von Plomben und Eröffnungen der Kanäle bei der Drucksteigerung im perilymphatischen Raume die Endolymphe durch alle drei Ampullen getrieben wurde, so traten gleichfalls die oben erwähnten Kopfverdrehungen auf als Gegensatz zu denen, wie sie nach Exstirpation des betreffenden Labyrinthes erscheinen.

Ewalds feinste Experimente sind die mit dem *pneumatischen Hammer* an freisitzenden Tauben; mittels eines feinen stumpfen Stiftes, der durch Luftdruck bewegt werden kann, wird eine schwache Kompression auf einen freigelegten häutigen Kanal ausgeübt. Der Apparat ist z. B. am rechten äußeren Kanal angebracht, das glatte Kanalende plombiert. Jeder Druck erzeugt immer (der Versuch läßt sich beliebig oft wiederholen) einen Kopfdrehreflex bis zu 90° nach links, also nach der Gegenseite resp. zur Ampulle hin; gleichzeitig gehen beide Augen nach links (Augendrehreflex). Beide Reflexe verschwinden rasch, Kopf und Augen gehen in die Normalstellung zurück. Beim Herausziehen des Hammers erfolgen schwächere Bewegungen nach rechts. Bei demselben Versuch am rechten hinteren Kanal erfolgt beim Anschlag des Hammers die Kopfbewegung gleichfalls in der Kanalebene zur Ampulle, es bewegt sich also der Kopf nach rechts hinten unten; gleichzeitig tritt eine Vertikaldivergenz der Augen auf, das rechte Auge tritt tiefer, das linke höher. Entsprechend ähnliche Ergebnisse lassen sich am vorderen Kanale erzielen. Der Unterschied der Reaktionen bei einer solchen Reizung an den vorderen und hinteren (Vertikal-)Kanälen gegenüber den äußeren Kanälen besteht nur darin, daß diesmal beim Abziehen des Hammers die entgegengerichteten Kopfbewegungen *stärker* sind[1]). Mit größter Präzision konnten immer die gleichen Resultate erhalten werden.

Gröbere Versuche, *Sondierung der eröffneten Bogengänge* mit feinen Roßhaaren machten Schklarewsky[2]), Berthold[3]), Matte[4]), Kubo[5]). Im allgemeinen tritt nach Sondierung eines Kanals Kopfpendeln in der Ebene dieses Kanals auf, das noch stärker wird, wenn der in derselben (parallelen) Ebene gelegene Kanal der anderen Seite auch noch sondiert wird; dazu kommen noch Bewegungsstörungen verschiedenster Art, in erster Linie Umstürzen, das nach Sondierung der vorderen Kanäle nach vorn, der hinteren Kanäle vorzüglich nach hinten erfolgt (Matte). Bei Reizung des ampullaren Endes eines äußeren Kanals mittels eingeführter Sonde sah Kubo einen Augendrehreflex zur Gegenseite und

[1]) Dieser Versuch bildet bekanntlich ein Hauptargument für die Auffassung im Sinne der Mach-Breuer-Brownschen Theorie, daß bei den äußeren (Horizontal-)Kanälen die ampullopetale Endolymphströmung (Druck) die stärker wirksame sei, während das bei den vorderen und hinteren (Vertikal-)Kanälen umgekehrt sei.

[2]) Schklarewsky: Nachr. d. Kgl. Ges. d. Wiss., Göttingen 1872.

[3]) Berthold, E.: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 9, S. 77. 1874.

[4]) Matte, F.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 57, S. 437. 1894.

[5]) Kubo, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 114, S. 143. 1906.

Augennystagmus zur gleichen Seite, bei Reizung des glatten Endes umgekehrt. Reizung am ampullaren Ende des hinteren Kanals erzeugte eine Ruckbewegung des gleichseitigen Auges nach abwärts, Reizung des glatten Endes umgekehrt nach aufwärts. Reizung des vorderen Kanals ergab rotatorische Bulbusbewegungen von wechselnder Richtung.

d) Reflexe bei chemischen Reizungen.

Es handelt sich zumeist um ältere Experimente Löwenbergs[1]) und Spamers[2]). Sie brachten Kochsalzkrystalle, konzentrierte Kochsalzlösung, Argentum nitricum, Eisenchlorid auf die eröffneten Kanäle; es traten unter Umständen verschiedene Störungen auf. Matte[3]) erzielte mittels Auftupfens von Crotonöl in der Folge Hinfallen, Umdrehungen, Kopfverdrehungen und ähnliches zur verletzten Seite. Ebenso unwesentlich sind die Versuche mit Cocain, Strychnin, Atropin und Infektionen durch Bakterien (Bacterium coli, Staphylococcus, Streptococcus).

3. Gravitations- (Schwerkrafts-) Effekte.
Reflexe der Lage oder Haltung (statische Reflexe).

a) Bei normalen Vögeln.

Der erste, der darauf hinwies, daß neben den Augen und den sensiblen Endorganen der Haut auch das Labyrinth eine Bedeutung für die Erhaltung der Kopfstellung hat, war Goltz[4]). Dann konnte Czermak[5]) feststellen, daß bei Hühnern, als er bei ihnen jene bekannten hypnoseartigen Zustände (das „Experimentum mirabile" Kirchers) hervorrief, „der Kopf wie von einer unsichtbaren Hand festgehalten, in seiner ursprünglichen Orientierung im Raume verblieb", wenn er dieselben vorsichtig auf den Rücken wälzte. Breuer[6]) erkannte dann, daß diese „kompensierenden", *kompensatorischen Kopfstellungen* bei verdeckten Augen (Kopfkappe) unverändert bleiben und somit unter diesen Bedingungen rein labyrinthärer Herkunft sind, ebenso Gad[7]). Es ist natürlich, daß bei jeder Drehung um irgendeine Achse auch dynamische Drehreflexe hinzukommen, was entsprechend zu berücksichtigen ist. Dies führte zu der bekannten Differenz Breuers mit Cyon; Cyon drehte offenbar rasch um die Längsachse und sah vornehmlich einen (dynamischen) Kopfdrehreflex und Kopfnystagmus, Breuer

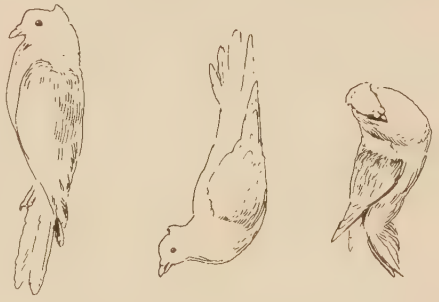


Abb. 205. Kompensatorische Kopfstellungen der Taube (nach Trendelenburg und Kühn). A. Körper lotrecht, Kopf oben. B. Körper lotrecht, Kopf unten. C. Körper nach rechts geneigt.

[1]) Löwenberg: Arch. f. Augen- u. Ohrenheilk. Bd. 3, S. 1. 1873.
[2]) Spamer, C.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 21, S. 479. 1880.
[3]) Matte, F.: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 44, S. 248. 1898.
[4]) Goltz, Fr.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 3, S. 172. 1870.
[5]) Czermak, J. N.: Gesammelte Schriften Bd. 1, II. Abt., S. 776. Leipzig: Engelmann 1879.
[6]) Breuer, J.: Med. Jahrb. d. österr. Staates 1874, S. 72 u. 1875, S. 87, sowie Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 48, S. 195. 1891 u. Bd. 68, S. 596. 1897.
[7]) Gad, J.: Monatsschr. „Deutsche Arbeit" Bd. 1, Heft 12. 1901/02.

langsam und sah kompensatorische Kopfstellungen, da in einem solchen Falle die dynamischen Reflexe stark zurücktreten. Nagel[1]) beschreibt auch am Sperling und am Waldkautz (Syrnium aluco) kompensatorische Kopfstellungen bei Neigungen nach verschiedenen Richtungen. Später beschäftigten sich Trendelenburg[2]), Trendelenburg und Kühn[3]) und Groebbels[4]) mit den kompensatorischen Kopfstellungen bei der Taube und Möwe, Huxley[5]) bei der Ente. (Abb. 205 u. 206). Dieselben weisen nach, daß die Kopfstellung nur innerhalb nicht zu großer Lageveränderungen des Körpers beibehalten wird; wird ein bestimmter Neigungswinkel überschritten, dann geht der Kopf weiterhin einfach mit dem Körper mit. Die kompensatorischen Kopfstellungen erweisen sich also nicht als vollkompensatorisch. Es handelt sich bei diesen Stellreflexen (im Sinne von R. Magnus) eben nur um das Bestreben, die Kopfstellung im Raume nach Möglichkeit beizubehalten. Es spielen neben den labyrinthären Stellreflexen auch noch sog. optische Stellreflexe eine Rolle. Inwieweit auch Halsreflexe mit in Betracht kommen, läßt sich aus den bisherigen Untersuchungen nicht ersehen.

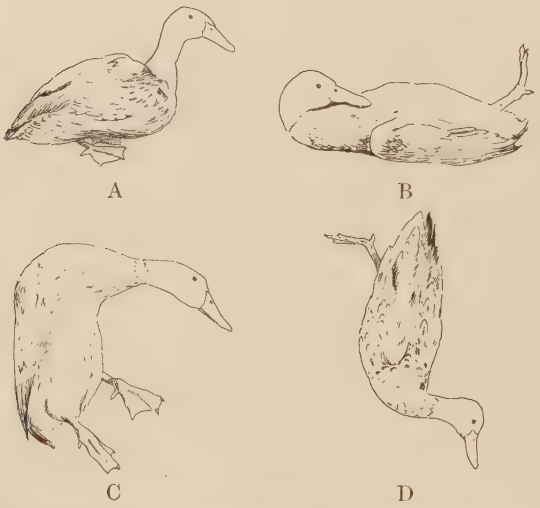


Abb. 206. Kompensatorische Kopfstellungen der Ente (nach F. M. Huxley). A. Normallage. B. Rückenlage. C. Körper lotrecht, Kopf oben. D. Körper lotrecht, Kopf unten.

Kompensatorische Augenstellungen sind bei den Vögeln nach Nagel nur in rudimentärer Form vorhanden. Man findet höchstens nur Spuren von dauernden Rollungen bei Neigungen in der Sagittalebene; doch wäre diese Frage wohl einer erneuten Prüfung wert.

Abb. 207. Kompensatorische Stellungen (Lagereflexe) des Kopfes, der Flügel und des Schwanzes bei einer um 45° nach rechts geneigten Möwe (nach Groebbels).

Groebbels beschreibt neuerlich *Lagereflexe* auf die *Flügel* und den *Schwanz*. Wird eine Taube um ca. 45° nach rechts um die Längsachse geneigt gehalten, so ist der linke Flügel vom Körper leicht abgehoben, ebenso der rechte, welcher dabei leicht gesenkt ist; der Schwanz ist nach rechts gedreht (Abb. 207). Bei der Möwe ist der rechte Flügel dann teilweise gestreckt und ausgebreitet. Bei stärkerer Rechtsneigung (90°) ist auch bei der Taube der rechte Flügel maßig, bei der Möwe ganz ausgestreckt. Wird der Vogel um die Querachse ca. 45° nach vorne geneigt gehalten, so ist der Schwanz rückenwärts gedreht, bei Rückwärtsneigung bauchwärts gedreht. Nach einseitiger Labyrinthexstirpation gibt es gewisse Modifikationen.

[1]) Nagel, W. A.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 12, S. 331. 1896.
[2]) Trendelenburg, W.: Arch. f. Physiol. 1906, S. 1 u. Suppl.-Bd. 1906, S. 231.
[3]) Trendelenburg, W. u. A. Kühn: Arch. f. Physiol. 1908, S. 160.
[4]) Groebbels, Fr.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 76, S. 83. 1922.
[5]) Huxley, F. M.: Quart. journ. of exp. physiol. Bd. 6, S. 147. 1913.

Huxley[1]) und Noël Paton[2]) studierten die sehr interessanten Beziehungen zwischen Atemreflexen und Kopf- und Halsstellung bei Enten. Wenn Enten untertauchen, so tritt reflektorisch Apnoe auf, die mit Pulsverlangsamung gepaart ist. Diese reflektorische Apnoe kommt einerseits durch das Berühren des Wassers mit dem Kopfe zustande, läßt sich aber andererseits auch außer Wasser unter bestimmten Bedingungen auslösen. Es gibt Enten, bei denen die Kopfstellung (*Labyrinthreflexe*) die Hauptrolle spielt, bei anderen wieder sind *Halsreflexe* (Extension) in erster Linie bestimmend; ein bestimmter Einfluß beider aufeinander konnte nachgewiesen werden. Bei Enten äußern sich also die Reflexe der Lage nicht allein in kompensatorischen (Kopf-)Stellungen (s. Abb. 206), sondern auch in einer bemerkenswerten Einwirkung auf das Atmungszentrum. Bei Enten, wo die Labyrinthreflexe die Hauptrolle spielen, konnte gezeigt werden, daß die Atmungsbeeinflussungen nach Exstirpation (Cocainisierung) der Labyrinthe ausfielen. Es wurden decerebrierte oder mit einer Kopfkappe versehene Tiere (Hypnosezustand!) verwendet.

β) Nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation.

Breuer berichtet, daß labyrinthlose Tauben nicht mehr die geringste kompensatorische Kopfstellung zeigen, wenn ein die Augen bedeckendes Häubchen die Gesichtseindrücke ausschließt; genauere Beschreibungen fehlen. Gad gibt an, daß eine labyrinthlose Taube bezüglich der kompensatorischen Kopfstellungen sich wie eine normale verhält, solange sie sieht; wenn man aber die Augenlider vernäht, so folgt der Kopf den Drehungen des Rumpfes einfach so, wie es nach dem mechanischen Zusammenhange zu erwarten ist. Bei Trendelenburg und Kühn, die bestätigen, daß nach doppelseitiger Labyrinthentfernung die kompensatorischen Kopfstellungen fehlen, ist weder aus der Beschreibung noch Abbildung mit Sicherheit zu ermitteln, ob die Tauben geblendet waren oder nicht. Aus den übereinstimmenden Befunden von Breuer und Gad geht jedoch hervor, daß bei den Vögeln auch *optische Stellreflexe* eine *wesentliche Rolle* spielen, was bei der großen Bedeutung des Gesichtssinnes, speziell für die Flugvögel, leicht einzusehen ist. *Bei Ausschaltung des Gesichtssinnes sind die kompensatorischen Kopfstellungen rein labyrinthärer Herkunft.*

Dasselbe beweisen auch Ewalds labyrinthlose Tauben. Der Kopf wird nur so lange in der Normalstellung gehalten, als die Augen offen sind, es handelt sich also um einen optischen Stellreflex. Bei eingeschlafenen Tauben sinkt er oft tief zwischen die Beine. Zieht man solchen Tieren eine lederne Kappe über den Kopf (Augen), so sinkt der Kopf der Schwere nach herunter, gleichgültig, ob nach hinten oder vorne.

4. Effekte operativer Eingriffe.

a) Einseitige Totalexstirpationen[3]).

Ewalds vorzügliche Untersuchungen ergaben Resultate, die unbestritten geblieben sind: alle späteren Untersucher, Matte[4]), Marikovsky[5]), Lange[6]),

[1]) Huxley, F. M.: Quart. journ. of exp. physiol. Bd. 6, S. 147, 159 u. 183. 1913.
[2]) Noël-Paton, D.: Quart. journ. of exp. physiol. Bd. 6, S. 197. 1913.
[3]) Man kann dieselben Effekte auch durch Einspritzen von Cocain in das Labyrinth erhalten; s. darüber Koenig: Dissert. Paris 1897; Gaglio: Arch. ital. de biol. Bd. 31, S. 377. 1899; J. Breuer: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Kl., Abt. III, Bd. 112, S. 3. 1903.
[4]) Matte, F.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 57, S. 437. 1894.
[5]) Marikovsky, G. v.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 98, S. 284. 1903.
[6]) Lange, B.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 50, S. 615. 1891.

Trendelenburg[1]), van Rossem[2]), haben sie fast wörtlich bestätigt. Unmittelbar nach der Operation zeigen die Tauben Kopfbewegungen, die Tendenz zum Fallen nach der operierten Seite, eventuell Erbrechen. Alle diese Erscheinungen sind sehr flüchtig. Nach 6 bis 8 Tagen treten (bereits Breuer bekannt) bei den operierten Tauben anfallsweise — anfangs seltener, schwächer und kurzdauernd, später häufiger, stärker und länger anhaltend (bis zu Stunden!) — eigenartige *Kopfverdrehungen* auf[3]). Dieselben erscheinen entweder spontan nach besonderen Kopfbewegungen (z. B. Aufpicken entfernter Futterkörner), oder sie sind durch besondere Reize (Händeklatschen, Vorhalten eines roten Tuches usw.) auszulösen. Ewald unterscheidet 6 Stadien (Abb. 208, I—VI). Stadium I ist die Normalstellung des Kopfes; Stadium II besteht in einer Neigung und Drehung des Kopfes um die Schnabelachse zur operierten Seite; im Stadium III ist der Kopf um 180° umgedreht, der Scheitel sieht nach unten; im Stadium IV und V hat die Kopfdrehung um die Scheitelachse zur operierten Seite noch zugenommen;

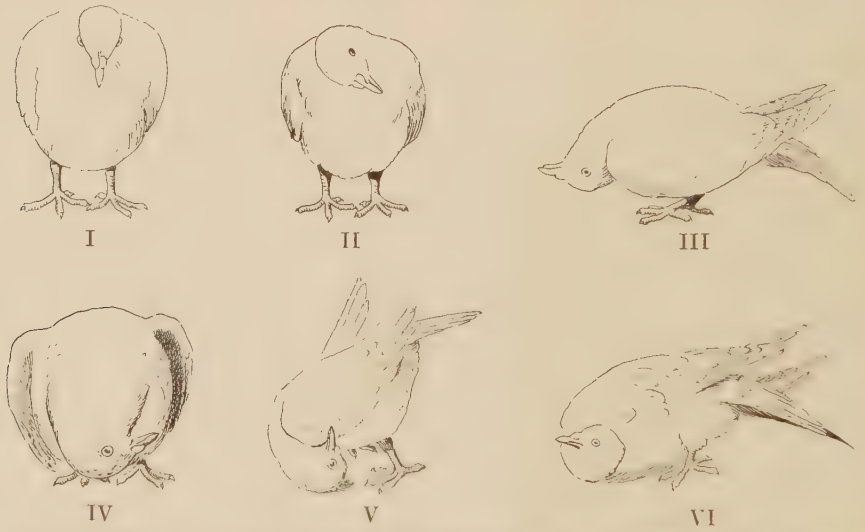


Abb. 208. Die 6 Stadien der anfallsweise auftretenden Kopfverdrehungen bei der Taube nach rechtsseitiger Labyrinthexstirpation (nach J. R. Ewald).

bei Stadium VI ist noch eine Kopfdrehung um die Augenachse dazugekommen, so daß der Schnabel wieder nach vorn sieht. Die Tiere sind imstande, bei den verschiedenen Kopfverdrehungen sich frei zu bewegen, zu trinken und zu fressen. Sehr eigenartig ist, daß man jeden Anfall von Kopfverdrehung einfach dadurch kupieren kann, daß man die Taube auf den Rücken legt; das Tier steht dann auf und zeigt völlig normales Verhalten[4]).

[1]) Trendelenburg, W.: Arch. f. Physiol. 1906, S. 1.

[2]) Rossem, A. van: Onderzoek. Physiol. Lab. Utrecht, V. Reihe, Bd. 9, S. 151. 1908.

[3]) Bei blinden Tieren können diese Kopfverdrehungen dauernd bestehen bleiben, was wohl auf eine gewisse Bedeutung korrigierender optischer Stellreflexe hinweist.

[4]) Ein interessanter Fall von H. Munk (Arch. f. Physiol. 1878, S. 347) sei hier erwähnt: es handelt sich um eine Taube, bei welcher rechts die Bogengänge (das ganze Labyrinth?) völlig fehlte, während links normale Verhältnisse waren. Der Kopf war dauernd 90° um die sagittale Achse nach rechts und 45° um die vertikale Achse nach links verdreht, so daß das rechte Auge nach unten, das linke nach oben sah. Die Taube konnte frei stehen. Beim Gehen machte sie Kreisbewegungen nach links. Fliegen konnte sie nicht. Ließ man sie aus der Hand frei, so kam sie manchmal unter Überschlagen zu Bogen. Fressen und Trinken ging ungestört.

Andere Demonstrationen Ewalds (gleichfalls von den meisten Autoren bestätigt) zielen darauf hinaus, *Differenzen in der Muskelstärke* auf beiden Seiten nachzuweisen. Man kann durch ein kleineres Gewicht eine Neigung des Kopfes zur operierten Seite erzielen als zur gesunden Seite, ebenso wird das Bein der exstirpierten Seite durch ein kleineres Gewicht gestreckt als das gesunde; jenes ist beim Stehen mehr gebeugt, die Tauben stehen lieber am gesunden Beine. Beim Gehen macht das gesunde Bein größere Schritte, weshalb Kreisbewegungen zur operierten Seite vorkommen. Der Flügel der operierten Seite ist weniger beweglich, macht kleinere Exkursionen und ermüdet leichter. Wenn man eine normale Taube mit einem längeren Faden an den Füßen aufhängt, so ist sie imstande sich aufzurichten und fliegt, soweit es der Faden erlaubt. Eine einseitig labyrinthlose Taube kann das nicht; sie schlägt zwar heftig mit den Flügeln, der Erfolg ist aber, daß sie in Rückenlage Kreisbewegungen zur gesunden Seite macht, weil der Flügel dieser Seite stärker schlägt. Ist die Taube dann ermüdet und ruhig geworden, so ist der Flügel der operierten Seite geschlossen und an den Körper angezogen, während der andere geöffnet herabhängt; gleichzeitig ist der Kopf zur gesunden Seite gedreht und geneigt, auch der Schwanz dorthin gerichtet. Ewald hat an Tauben den Unterschnabel median gehälftet und gezeigt, daß die Schnabelhälfte der operierten Seite weniger kräftig arbeitet.

Nach einigen Monaten sind einseitig labyrinthlose Tauben kaum von normalen Tieren zu unterscheiden, sie gehen, laufen, fressen normal, können auch fliegen, wenn auch vielleicht etwas ungeschickter. Es bedarf besonderer Maßnahmen, um Abnormitäten nachzuweisen. Durch Hin- und Herdrehen des Kopfes kann man Kopfverdrehungen bis zum II. oder III. Stadium auslösen.

An Dohlen konnte Ewald nach einseitiger Labyrinthexstirpation kaum irgendwelche Besonderheiten finden, Kopfverdrehungen traten bei diesen Tieren nie auf.

Nach *Großhirnexstirpation* sind die Resultate im allgemeinen die gleichen wie oben beschrieben; ein Unterschied besteht höchstens darin, daß die Kopfverdrehungen gewöhnlich länger anhalten, evtl. auch dauernd bestehen bleiben [Ewald[1])].

An einigen durch Erstickung oder Verblutung getöteten muskelschlaffen Tauben konnte Ewald[2]) zeigen, daß sich mit Eintritt der Totenstarre ganz ähnliche Stellungen entwickelten wie die geschilderten Kopfverdrehungen. Warum das in der überwiegenden Mehrzahl nicht gelang, konnte nicht eruiert werden.

b) Doppelseitige Totalexstirpationen.

Wir halten uns wieder vorzüglich an Ewald, dem sich Matte, Marikovsky und van Rossem im Wesen anschlossen. Man muß sehr genau beobachten, wenn man an doppelseitig labyrinthlosen Tauben nach einigen Monaten (Jahren) Störungen sehen will. Die Tiere sitzen oft stundenlang ruhig, zeigen eine eigenartige Bewegungsunlust. Nach Trendelenburg bleiben solche Tauben häufig in einer eigenartigen Hockstellung sitzen. Das Gehen erfolgt meist ruhig und in gerader Linie, manchmal aber etwas hastig; dann können auch Zickzacklinien eingeschlagen werden. Häufig knicken die Beine ein. Der Kopf wird in Normalstellung gehalten; während er aber beim Gehen normaler Tauben nur charakteristische Nickbewegungen ausführt, schlenkert er bei labyrinthlosen oft auch wie haltlos nach rechts und links. Diese mangelhafte Kopffixierung kann man auch nachweisen, wenn man die Taube in der Hand hält und schüttelt, dann schleudert der Kopf

[1]) Ewald, J. R.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 60, S. 492. 1895.
[2]) Ewald, J. R.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 63, S. 521. 1896.

haltlos hin und her und schlägt an die Flügelkuppen. Beim raschen Gehen machen die Tauben den Eindruck Betrunkener, bald gehen sie schneller, bald langsamer; sie sind dazu infolge des Hin- und Herschleuderns des Körpers gezwungen, um das Gleichgewicht zu erhalten. Über einen dicken Stab stürzen sie leicht, der Fuß wird zu wenig gehoben. Auf eine Stange gesetzt, sind sie imstande, bei offenen Augen ihr Gleichgewicht zu erhalten, auch wenn man die Stange dreht bzw. das Tier neigt. Nur darf das nicht zu rasch erfolgen, sonst stürzen sie; die nötigen Reflexbewegungen[1]) erfolgen nicht mehr so prompt. Andererseits zeigen solche Tauben häufig eine merkwürdige Zappeligkeit, beim Federputzen sind die Bewegungen klein und hastig. In einen kleinen Käfig gesperrt, wo sie anstoßen, werden sie unruhig, fallen hin, treten sich auf die Flügel und bleiben dann oft am Rücken liegen. Koordinationsstörungen zeigen die Tauben nicht, die Flügel werden gleichzeitig bewegt; doch *können* sie *nicht fliegen*, sie erheben sich nur wenig in die Höhe und fliegen einige Meter über den Fußboden hin Ein dauernder Flug in größerer Höhe ist ausgeschlossen. Erbrechen ist selten. Beim Fressen zeigen sie geringe Störungen, die Bewegungen erfolgen hier ruckweise, beim Wassertrinken wird der Kopf oft tiefer als nötig (bis über die Augen) eingetaucht. Die Kraft sämtlicher Muskeln hat abgenommen; wenn man die Taube an den Füßen an einen Faden aufhängt, so kann sie sich nicht umdrehen wie eine normale, die Flügelschläge erfolgen nur schwach. Sie ermüden sehr rasch. Hängt man ein Bleikügelchen (20 g) an den Schnabel, so wird der Kopf heruntergezogen, die Taube schleudert es schwach hin und her; schließlich kann der Kopf zufällig umgekehrt über den Rücken hängend von dem Kügelchen gehalten werden. Die Störungen werden im Laufe der Zeit allmählich schwächer, lassen sich aber immer noch nachweisen. Am ausgesprochensten sind sie bald nach der Operation; zuerst müssen die Tauben gefüttert werden, sie fressen spontan nicht, lernen es aber bald wieder. Anfangs soll auch, speziell bei männlichen Vögeln (auch Hühnern), die Stimme geschwächt sein, was sich mehr und mehr verliert. Die Bewegungsstörungen sind außerordentlich ausgesprochen und zeigen häufig einen turbulenten Charakter. Beim Versuche zu gehen, schleudert der Kopf und Körper stark hin und her; meist ist das Gehen anfangs überhaupt unmöglich, die Tiere stürzen prompt um. Allmählich bilden sich Kompensationserscheinungen heraus; auch dann können die Tiere die Beine noch nicht genügend heben und stolpern leicht über jedes Hindernis.

c) Verletzungen an den einzelnen Kanälen.

Inauguriert wurden diese Untersuchungen durch die grundlegenden Experimente Flourens[2]), welcher als erster im Jahre 1824 die charakteristischen Bewegungsstörungen nach Durchschneidung einzelner Kanäle beschrieb. Es folgten in großer Mannigfaltigkeit Untersuchungsreihen von Brown-Séquard[3]), Czermak[4]), Vulpian[5]), Goltz[6]), Löwenberg[7]), Schklarewsky[8]), Bloch[9])

[1]) Marikovsky, G. v. (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 94, S. 449. 1903) hat nachgewiesen, daß bei doppelseitig labyrinthlosen Tauben die Reflexerregbarkeit für Induktionsströme stark herabgesetzt ist.

[2]) Flourens, P.: Acad. roy. des scienc. 1824 u. 1828; Recherches expérim. sur les etc. Paris 1824. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 52, S. 637. 1861.

[3]) Brown-Séquard, C. E.: Course of lectures on the physiology etc. Philadelphia 1860.

[4]) Czermak, J. N. (1860): Gesammelte Schriften Bd. 1, II. Abt., S. 625 u. 776. Leipzig 1879.

[5]) Vulpian, A.: Leçons sur la physiologie générale et comparée du system nerveux. Paris 1866.

[6]) Goltz, Fr.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 3, S. 172. 1870.

[7]) Löwenberg: Arch. f. Augen- u. Ohrenheilk. Bd. 3, S. 1. 1873.

[8]) Schklarewsky: Nachr. d. Kgl. Ges. d. Wiss., Göttingen 1872.

[9]) Bloch, J.: Dissert. Petersburg 1873.

Cyon und Solucha[1]), Curschmann[2]), Böttcher[3]), Berthold[4]), Breuer[5]), Bornhardt[6]), Spamer[7]), Ewald[8]) u. a.[9]).

Es hat keinen besonderen Wert, auf alle Einzelheiten der Ergebnisse dieser Forscher einzugehen. In der Hauptsache treten bei bzw. *nach Durchschneidungen* (Verbrennungen, Verletzungen) einzelner Kanäle anfangs ziemlich heftige *Kopfpendelbewegungen* (*Kopfnystagmus*) *und Augennystagmus in der Ebene des durchschnittenen Kanals* (*Kanalpaares*) *auf*[10]). Die Richtung des Nystagmus ist, soweit schnelle und langsame Phase deutlich ausgeprägt ist, umgekehrt als bei mechanischer Reizung (Druck). Nach Durchschneidung eines oder beider *äußeren* (*horizontalen*) *Kanäle* erfolgt horizontales Kopfpendeln. Beim Gehen knicken die Beine der Tauben häufig ein, wobei das der (zuletzt) operierten Seite meist bevorzugt ist, es können daher Kreisbewegungen zu beiden Seiten auftreten; sehr oft ist die zuletzt operierte Seite diesbezüglich bevorzugt; öfters fallen die Tiere auch um. Der Flug ist erschwert, erfolgt häufig auch in Kreisen nach links oder rechts, artet in ein ungeschicktes Flattern aus, wobei sich die Tiere auch um ihre Längsachse drehen können. Spontane Nahrungsaufnahme kann unmöglich sein, häufig erbrechen die Tiere. Am ausgeprägtesten sind die Erscheinungen an Sperlingen, Kanarienvögeln und Tauben, wesentlich weniger beeinflußt werden Raben, Hühner und Gänse. Im Verlaufe einiger Tage bessern sich die anfangs häufig schweren Symptome sehr stark, ja sie können fast völlig verschwinden. Hat man *hintere Kanäle* durchschnitten, so erfolgt das Kopfpendeln in deren Ebene, die Tendenz bzw. Purzeln nach hinten tritt auf, ebenso wird der Kopf sehr stark nach rückwärts geschleudert, nach Durchschneidung *vorderer Kanäle* umgekehrt nach vorne. Auch da sind die Störungen anfangs sehr stürmisch. Während der Durchschneidung (Durchtrennung) sind die Bewegungen meist umgekehrt gerichtet; so kann man z. B. bei Durchbrennung eines hinteren Kanals sehen, wie sich der Kopf in dessen Ebene nach vorne neigt und die beiden Augen gleichzeitig mit den oberen Polen schnabelwärts rollen. Diese Effekte sind einer Reizung (Druck) entsprechend. Beim Gehen überschlagen sich die Tiere oft um ihre Querachse. Fliegen kann nach einiger Zeit wieder möglich werden.

Je mehr Kanäle verletzt werden, um so stürmischer sind die anfänglichen Erscheinungen und um so langsamer verschwinden sie. Defekte lassen sich bei genauer Prüfung immer nachweisen. Das Flugvermögen bleibt fast immer dauernd geschädigt, wenn die Verletzung mehrere Kanäle betroffen hat.

Erwähnt sei noch, daß Ewald nach Plombierung und folgender Durchschneidung eines äußeren Kanals außer gewissen Unterschieden in den Drehreflexen (rechts und links) keine anormalen Erscheinungen nachweisen konnte.

---

[1]) Cyon, E. v. u. Solucha: Ohrlabyrinth. Berlin: Julius Springer 1908.

[2]) Curschmann, H.: Dtsch. Klinik Bd. 26, S. 20. 1874; u. Arch. f. Psychol. Bd. 5, S. 458. 1875.

[3]) Böttcher, A.: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 9, S. 1. 1875.

[4]) Berthold, E.: Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 9, S. 77. 1875.

[5]) Breuer, J.: Med. Jahrb. d. österr. Staates 1874, S. 72 u. 1875, S. 87.

[6]) Bornhardt, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 12, S. 471. 1876.

[7]) Spamer, C.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 21, S. 479. 1880.

[8]) Ewald, J. R.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 41, S. 463. 1887 u. Nervus octavus. 1892.

[9]) Weitere Übersichtsliteratur s. St. v. Stein: Ohrlabyrinth. 1894.

[10]) Neuerdings wieder bestätigt von C. L. Woolsey: Arch. of neurol. a. psychiatry Bd. 10, S. 314. 1923. Auch G. A. Talbert and F. L. Jenkins (Americ. journ. of physiol. Bd. 72, S. 209. 1925) haben Bogengangsdurchschneidungen bei Tauben vorgenommen, deren Resultate im allgemeinen mit den bisherigen übereinstimmen. Auffallend ist nur die rasche Erholung, die ihre Tiere zeigten.

Übereinstimmend mit den Befunden bei Bogengangsdurchschneidungen sind *Ampullenexstirpationen* bei Tauben, die Groebbels — laut brieflicher Mitteilung — vorgenommen hat. Nach Entfernung der rechten äußeren (horizontalen) Ampulle rollt sich das Tier um die Längsachse rechts herum oder macht Zeigerbewegungen nach rechts oder fliegt nach rechts im Kreise herum. Dabei kommen nach einigen Tagen häufig anfallsweise Kopfverdrehungen zustande; das Tier verdreht in unserem Falle den Kopf nach rechts, der Scheitel geht nach unten und schließlich nach rückwärts. Die Kopfverdrehungen treten nur nach Entfernung einer äußeren (horizontalen) Ampulle auf, nicht aber nach Exstirpation einer vorderen oder hinteren (vertikalen) Ampulle.

Nach Entfernung beider äußeren Ampullen sind dieselben Erscheinungen wie nach Exstirpation einer solchen zu sehen, nur abwechselnd nach einer und der anderen Seite gerichtet.

Exstirpation beider vorderen (sagittalen) Ampullen läßt das Tier vorüberstürzen. Die Tauben überschlagen sich dagegen über den Rücken, wenn die hinteren (frontalen) Ampullen weggenommen werden.

d) Verletzungen am Vorhofe.

Isolierte sichere Verletzungen der Maculae liegen an Vögeln nicht vor. Die wenigen Versuche Breuers und Ewalds[1]) waren alle durch eine gleichzeitige, beabsichtigte oder unbeabsichtigte Läsion der Ampullen kompliziert. Breuer beobachtete bei Verletzung des Utriculus nur unregelmäßige Bewegungen oder ähnliche Erscheinungen wie bei Läsionen der Kanäle.

C. Anhang.

In Hinblick auf die Ähnlichkeit der Erscheinungen mit bogengangsverletzten Tauben sind die sog. *Purzeltauben* von Interesse. Rawitz[2]) beschreibt zwei solcher Tiere, die er als Bodenpurzler bezeichnet. Wenn man solche Tiere durch Schlagen mit einem Tuche, ohne sie zu treffen, erschreckt, so machen sie einen Versuch aufzufliegen. Sie erheben sich aber dabei nur wenige Zentimeter, überschlagen sich dann nach hinten und kommen mit gespreizten Flügeln und Beinen auf den Boden. Bei Wiederholungen fliegen sie nicht mehr auf, sondern sinken nach hinten, stützen sich auf den Schwanz und beugen den Kopf stark in den Nacken. Läßt man sie aus der Hand fallen, so überschlagen sie sich ein oder mehrere Male, kommen mit gespreizten Flügeln und Beinen auf den Boden oder schlagen auch ungeschickt auf. Sonst stehen und gehen diese Tauben normal. Bei makroskopischer und mikroskopischer Untersuchung erwiesen sich die Bogengänge (ob damit das ganze Labyrinth gemeint ist?) als völlig normal. Auch das Gehirn ließ äußerlich keine Abweichung erkennen. Es soll auch sog. *Luftpurzler* geben, die hoch in der Luft fliegen, sich aber vor dem Landen einige Male überschlagen sollen.

Kolmer[3]) beobachtete eine Anzahl von *Tanzenten*; diese Tiere zeigten Tendenz zu Kreisbewegungen nach beiden Seiten beim Gehen. Dabei hielten sie den Kopf etwas geneigt, die Füße standen stark konvergent; sie gingen stark watschelnd, oft in Zickzacklinien. Schwimmend machten sie immer enger werdende Kreisbewegungen, die bis zu mehrere Minuten langen Drehungen um die eigene Achse führten; plötzlich trat Richtungsumkehr auf. Kopfnachnystagmus

[1]) Ewald, J. R.: Tagebl. d. 61. Vers. dtsch. Naturforsch. in Köln 1888, S. 74; Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1890, S. 114 u. 130.

[2]) Rawitz, B.: Arch. f. Physiol. 1903, S. 105.

[3]) Kolmer, W.: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 25, S. 481. 1911.

und Augennachnystagmus nach Zirkularduktionen wurde bei solchen Enten nur gefunden, wenn die Drehungen besonders schnell waren. Makroskopisch wurden keine Abnormitäten im Labyrinth gefunden.

V. Folgerungen.

Wir unterscheiden scharf zwischen *dynamischen Reflexen*, die durch Duktionen (passive Bewegungen, seien es Kreisbewegungen, Rectilinearbewegungen oder Kombinationen beider) hervorgerufen werden und sog. statischen *Reflexen der Lage* (Stellreflexen), die bei einer bestimmten Orientierung zur Schwerkraftrichtung dauernd und charakteristisch gegeben sind. Es konnte im allgemeinen nachgewiesen werden, daß beide bei unseren Tierklassen labyrinthär (vestibular) begründet sind. Jedoch darf nicht außer acht gelassen werden, daß *optische Einflüsse* in wechselndem Ausmaße imstande sind, die dynamischen Reflexe in bestimmter Weise zu modifizieren, ja bei labyrinthlosen Tieren sogar direkt ähnliche hervorzurufen. Es gibt auch, speziell bei den Vögeln, *optische Stellreflexe;* so wird z. B. bei labyrinthlosen Tauben die Normalstellung des Kopfes durch offene Augen garantiert. Man muß es daher als unerläßliche Notwendigkeit bezeichnen, beim Studium rein vestibularer Effekte den Gesichtssinn auszuschalten, sei es durch Verhüllung, Exstirpation, Exenteration der Augen oder dgl. Auch sog. *Stellreflexe* auf *asymmetrische Berührungsreize* spielen eine Rolle; labyrinthlose Amphibien, Reptilien oder Fische sind häufig auch nach Ausschaltung des Gesichtssinnes imstande, auf fester Unterlage ihre Normalstellung beizubehalten, während sie im Wasser regellos in jeder Lage schwimmen, abgesehen von der Bevorzugung rein physikalisch bedingter Stabilitätslagen.

Bei genauer Untersuchung stellte sich heraus, daß bei den Fischen und Vögeln (Taube) die *Reflexe bei bzw. nach Zirkularduktionen* sicher von den Bogengängen oder besser den Ampullen[1]) ausgelöst werden. Für die Amphibien und Reptilien läßt sich ein solcher Schluß mangels entsprechender Untersuchungen höchstens per analogiam ziehen. Eine ganze Anzahl von Argumenten konnte namhaft gemacht werden, die sich mit der Mach-Breuer-Brownschen Hypothese in Einklang bringen lassen und deren Brauchbarkeit als Arbeitshypothese erweisen. Das dauernde Bestehen der Drehreflexe (es verschwindet nur die schnelle Nystagmuskomponente) während einer — auch gleichförmigen — Rotation deutet jedoch darauf hin, daß man während einer Rotation mit einer dauernden Zustandsänderung in den Ampullen (bei gleichförmiger Rotation nach Art eines allonomen Gleichgewichtszustandes) zu rechnen hat. Die Nachreaktionen am Ende der Drehung wären dann sozusagen durch das Verschwinden jener Dauerdeformation bzw. Auftreten einer neuen gegensinnigen Deformation ausgelöst. Es kommt einerseits eine Art Nachschwingung im Reizaufnahmeapparat, andererseits eine rhythmische nervöse Nachreaktion in Betracht.

Ein Labyrinth kann imstande sein, *Drehreflexe nach beiden Richtungen* auszulösen, jedoch hängt das von der Tierart ab. Der stärkere Effekt kommt immer zustande, wenn nach einseitiger Labyrinthexstirpation mit der gesunden Seite voran rotiert wird, mit der Nachreaktion verhält es sich umgekehrt. Im Sinne der Mach-Breuer-Brownschen Hypothese gesprochen, würde das z. B. für den äußeren Kanal bedeuten: ampullopetaler Endolymphdruck ist stärker wirksam als ampullofugaler, der auch wirkungslos bleiben kann. Ein Versuch Ewalds

[1]) Es erscheint mir besser, von einer Funktion der Endstellen des Sinnesnerven zu sprechen, als von einer Funktion der nervenfreien Kanäle (übrigens bereits von St. v. Stein vorgeschlagen).

kann herangezogen werden, um zu zeigen, daß dies für die vorderen und hinteren Kanäle umgekehrt zu sein scheint.

Sehr lehrreich sind die Versuche mit mechanischen Reizungen (Durchschneidungen, Exstirpationen) der einzelnen Kanäle (Ampullen) bei den Fischen und Vögeln. Sie zeigen, daß *Kopf- und Augenbewegungen immer in der Ebene des betreffenden zugehörigen Kanals erfolgen*[1]). Bei den Fischen bewirken stärkerer Druck oder schwache Berührung der Ampullen entgegengesetzt gerichtete Effekte, was auf eine *Doppelfunktion der Ampulle* bezogen werden kann. Dort konnte auch gezeigt werden, *daß zwei in einer Ebene (parallel) liegende Kanäle bzw. deren Ampullen* in gewissem Sinne *zusammenarbeiten* können, auch wenn sie gegensinnig beansprucht werden. Nach der Mach-Breuer-Brownschen Theorie würde dies bedeuten, wenn in dem einen ein ampullopetaler, im anderen ein ampullofugaler Druck erfolgt.

Jede Ampulle antwortet auf Warm und Kalt bei Einwirkung am selben Orte mit entgegengesetzt gerichteten Reflexen; dasselbe läßt sich bei thermischen Beeinflussungen an den Bogengängen feststellen. So sicher sich diese Tatsache besonders an den Vögeln und Fischen konstatieren läßt, kann man doch aus den vorliegenden Untersuchungen m. E. keine bindenden Schlüsse für irgendeine Theorie ziehen. Es scheint so, als würden viele der vorliegenden Ergebnisse geradezu die Strömungshypothese Báránys ausschließen, ohne aber durch die Hemmungstheorie Bartels eine genügende Erklärung zu erfahren. Man könnte sich ja schließlich auch die Einwirkung von Temperatureinflüssen in zweierlei Art gleichzeitig denken; durch Auslösung einer Endolymphströmung würde die Kälte (Wärme) einerseits wirken, andererseits durch direkten Einfluß auf die Nervenendstellen. Daß ein solcher Einfluß in letzterem Sinne offenbar besteht, dafür scheinen eine Anzahl der vorliegenden Versuche zu sprechen. In Hinsicht auf das behauptete merkwürdige Bestehenbleiben des kalorischen Nystagmus trotz Bogengangs- und Ampullenexstirpation verbietet sich aber einstweilen jede Diskussion.

Ganz neue Gesichtspunkte in der Frage der kalorischen Beeinflussung des Vestibularapparates werden durch unsere Ergebnisse bei gleichzeitigen äqualen Doppelspülungen eingeführt. Ich konnte mit Wodak[2]) schon vor längerer Zeit nachweisen, daß man unter diesen Verhältnissen beim Menschen charakteristische gesetzmäßige Reflexe auslösen kann, die wir „Pulsionsreflexe" nannten. Es gelang mir weiter nachzuweisen, daß man durch solche Doppelspülungen nicht nur beim Menschen, sondern auch bei Säugern (Katzen, Kaninchen) ganz typischen gesetzmäßigen Nystagmus auslösen kann[3]). Diese Ergebnisse widersprechen Anschauungen im Sinne von Bartels; ich versuchte dagegen zu zeigen, wie man sich von diesen Dingen mit Hilfe der Bárányschen Strömungstheorie ein allerdings auch unvollständiges und ungenügendes Bild skizzieren kann.

Wenig läßt sich aus dem Verhalten bei galvanischen Reizungen für den Vestibularapparat erschließen; es liegen die Verhältnisse zu kompliziert.

Von welchen Endstellen die Reflexe bei bzw. nach Linearduktionen (Progressivbewegungen) ausgelöst werden, können wir aus den vorliegenden Experimenten nicht beantworten.

---

[1]) Deshalb kann man natürlich auch die umgekehrten Schlüsse ziehen, daß z. B. horizontale Drehreflexe und Nystagmus bei Normalstellung des Kopfes vorzüglich von den äußeren (horizontalen) Kanälen stammen, was sich übrigens auch direkt erweisen ließ.

[2]) Fischer, M. H. u. E. Wodak: Klin. Wochenschr. Jg. 3, S. 1406. 1924.

[3]) Diese Ergebnisse wurden noch nicht veröffentlicht; ich sprach darüber einstweilen in der biologischen Sektion des Prager naturwissenschaftlichen Vereins „Lotos" im Februar 1925.

Die *Reflexe der Lage* (kompensatorische Augen- und Flossenstellungen) werden bei den Fischen, wie sich aus den Untersuchungen mit großer Wahrscheinlichkeit ergibt, *von den otolithentragenden Nervenendstellen ausgelöst;* sie verschwinden nämlich nach Entfernung der Otolithen. Nähere Details lassen sich jedoch einstweilen nicht erfassen. Eine wesentliche Stütze erfährt diese Auffassung durch die Ergebnisse der sehr schönen mechanischen Reizungen (Druck) der Otolithenendstellen. Nicht so klar liegen die Verhältnisse bei den Amphibien, Reptilien und Vögeln; mangels isolierter Exstirpationen der Otolithen läßt sich da über die Genese der kompensatorischen Stellungen nichts Direktes aussagen.

Es konnten Belege für das Bestehen von *Halsreflexen* auf den Körper bzw. die Extremitäten gebracht werden; jedoch muß die Rolle der Halsreflexe speziell bei den Vögeln einstweilen dahingestellt bleiben.

Schwierig ist es, das Auftreten der *Abnormitäten in der Haltung* nach Verletzungen am Vestibularapparat zu deuten. Die Schiefhaltungen nach einseitiger Labyrinthexstirpation bzw. Octavusdurchschneidung hängen zweifellos von dem Wegfall gewisser tonischer Reflexe von seiten der exstirpierten Otolithenendstellen resp. der Asymmetrie der labyrinthären Stellreflexe ab; man denkt dabei an das Fehlen einer bisherigen Äquilibrierung oder Balance. Zur Erforschung weiterer Details sind jedoch genauere Untersuchungen unerläßlich. Die Abnormitäten der Haltung nach doppelseitiger Exstirpation hängen wohl in erster Linie mit dem Wegfall labyrinthärer Stellreflexe zusammen. Einzelne Autoren vertreten die Auffassung, daß auch eine wesentliche Schwächung der Muskulatur in solchen Fällen als Folgeerscheinung auftritt (siehe Ewalds Tonuslabyrinth).

Es ist schwer möglich, genügend begründete Vorstellungen über das Zustandekommen der eigenartigen *Bewegungsstörungen* nach Verletzungen der Kanäle, Exstirpation derselben oder der gesamten Labyrinthe bzw. Octavusdurchschneidungen zu gewinnen. Nach einseitigen Eingriffen spielen wohl asymmetrische Veränderungen im Zustande der Muskulatur des Halses, der Extremitäten (Flügel) und des Körpers sicher eine Rolle; doch sind sie allein ungenügend.

So müssen noch manche prinzipielle Fragen offen bleiben; wir sind bei unserem vorliegenden Arbeitsgebiete trotz der überaus zahlreichen Untersuchungen nicht imstande, in den Schlüssen und den Deutungen so weit zu gehen, wie es den Utrechter Forschern auf Grund ihrer eigenen Experimente an Säugern möglich ist. Es fehlte die einheitliche Fragestellung. Darum wurde das Hauptgewicht auf die Tatsachen gelegt.

Funktion des Bogengangs- und Otolithenapparats bei Säugern.

Von

R. Magnus und A. de Kleyn.

Utrecht.

Mit 2 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Bárány, R. u. K. Wittmaack: Referat über die funktionelle Prüfung des Vestibularapparates. Verh. d. dtsch. otol. Ges. 1911, S. 37. — de Kleyn, A. u. C. Versteegh: Ergebnisse der experimentellen Physiologie des Vestibularapparates bei Säugetieren. Zentralbl. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 4, S. 1. 1923. — Magnus, R.: Körperstellung. Berlin: Julius Springer 1924. — Magnus, R. u. de Kleyn A.: Experimentelle Physiologie des Vestibularapparates bei Säugetieren mit Ausschluß des Menschen. Handb. d. Neurol. d. Ohres Bd. I, S. 465. Berlin: Urban & Schwarzenberg 1923. — Nagel, W.: Handb. d. Physiol. d. Menschen Bd. III, S. 735. 1905. — Pike, F. H.: The function of the vestibular apparatus. Physiol. reviews Bd. 3, S. 209. 1923. — Stein, St. v.: Die Lehren von den Funktionen der einzelnen Teile des Ohrlabyrinths. Jena: Fischer 1894. Aus dem Russischen übersetzt von C. v. Krzywicki. — Stern: Über die nichtakustische Funktion des inneren Ohres. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 39, S. 248. 1895.

Im Jahre 1824 eröffneten die berühmten Untersuchungen von Flourens am Bogengangsapparat der Tauben der experimentellen Forschung plötzlich ein neues Arbeitsfeld. Das vom N. octavus innervierte Endorgan, bis jetzt immer als reines Gehörorgan betrachtet, erwies sich durch diese Untersuchungen als ein Organ mit doppelter Funktion. Der N. octavus muß, wie Flourens[1]) sich ausdrückt, geteilt werden in zwei Nerven, von denen einer (le vrai nerf auditif) die Cochlea innerviert, während der andere (le nerf des canaux semicirculairs) für die Innervation der Bogengänge sorgt. Es ist nicht zu verwundern, daß diese Entdeckung Flourens' eine große Anzahl von Forschern inspirierte und sie dazu veranlaßte, die Versuche zu wiederholen und auszubreiten mit dem Bestreben, neues Licht in die rätselhafte Funktion der Bogengänge zu bringen. Ebensowenig ist es jedoch zu verwundern, daß das Interesse sich vorläufig ganz auf die Bogengänge beschränkte und das Studium der Funktion der ebenso wichtigen Otolithenapparate, wiewohl ihr Bestehen anatomisch bekannt war, ganz vernachlässigt wurde. So sehen wir, daß die berühmte klinische Beobachtung von Ménière[2]) im Jahre 1861 sich nur auf den Symptomen-

[1]) Flourens, P.: Recherches expérimentales sur les propriétés et les fonctions du systéme nerveux dans les animaux vertébrés, 2. Aufl., S. 452. Paris 1842.

[2]) Ménière: Sur une forme de surdité grave, dependant d'une lésion de l'oreille interne. Bull. de l'acad. impér. de méd. Bd. 26, S. 241. 1860/61.

komplex bezieht, welcher durch Blutungen in die Bogengänge verursacht wird. Auch Goltz[1]) spricht in seiner 1870 erschienenen Mitteilung, welche die Grundlage der ganzen modernen vestibulären Physiologie bildet, nur von den Bogengängen: „Ob die Bogengänge Gehörorgane sind, bleibt dahingestellt. Außerdem bilden sie eine Vorrichtung, welche der Erhaltung des Gleichgewichts dient."

Erst Breuer[2]), dem die Labyrinthphysiologie so viele geniale Ideen und äußerst exakte Untersuchungen zu verdanken hat, macht 1875 eine scharfe Trennung zwischen den Reflexen von den Bogengängen, welche auf Bewegung reagieren, und zwischen Reaktionen von den Otolithen, welche für die Reflexe der Lage und, wie er meinte, auch für die Reflexe auf Progressivbewegungen verantwortlich sein sollten. Diese Einteilung von Breuer in Reflexe auf Bewegung (Bogengangsreflexe) und Reflexe der Lage (Otolithenreflexe) soll auch hier beibehalten werden, nur werden aus später mitzuteilenden Gründen die Reflexe auf Progressivbewegungen den Bogengangsreflexen zugeteilt.

Die Reflexe nach thermischer und galvanischer Reizung sollen in einer gesonderten Gruppe besprochen werden, besonders weil ihre Auslösungsstelle noch nicht sicher bekannt ist und gerade in den letzten Jahren über die Auslösungsstelle der thermischen Reflexe in der Literatur große Meinungsverschiedenheiten zutage getreten sind.

Einteilung der Labyrinthreflexe.

A. Bewegungsreflexe (Bogengangsreflexe).
   1. Drehreaktionen und -nachreaktionen (ausgelöst durch Winkelbeschleunigung).
      a) Auf die Augen (nebst Nystagmus).
      b) Auf den Hals (nebst Nystagmus).
      c) Auf das Becken und die Extremitäten.
   2. Reaktionen auf Progressivbewegungen.

B. Reflexe nach:
   1. Thermischer Reizung.
   2. Galvanischer Reizung.

C. Reflexe der Lage (Otolithenreflexe).
   1. Tonische Labyrinthreflexe auf die Körpermuskulatur:
      a) Auf die Extremitäten.
      b) Auf Hals und Rumpf.
   2. Labyrinthstellreflexe.
   3. Kompensatorische Augenstellungen.
      a) Raddrehungen.
      b) Vertikalabweichungen.

Nomenklatur.

Deutlichkeitshalber dürfte es erwünscht sein, feste Bezeichnungen für die verschiedenen Bewegungen und Stellungen zu wählen.

Die Nomenklatur bezieht sich allein auf Säugetiere mit Ausnahme von Affen und Menschen.

[1]) Goltz, F.: Über die physiologische Bedeutung der Bogengänge des Ohrlabyrinths. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 3, S. 172. 1870.

[2]) Breuer, J.: Beiträge zur Lehre vom statischen Sinne (Gleichgewichtsorgan, Vestibularapparat des Ohrlabyrinthes). II. Mitt. Med. Jahrb. 1875, H. 1.

Bei den Rotationsversuchen wird unter Drehung nach rechts verstanden eine Rotation, welche das Versuchstier durchmacht, wenn der Experimentator sich um seine eigene Achse oder die Drehscheibe in der Richtung des Uhrzeigers dreht bzw. gedreht wird; nach links selbstredend eine Drehung in der umgekehrten Richtung.

Unter *Heben, Senken, Drehen* und *Wenden* des Kopfes werden Bewegungen verstanden, durch welche die Stellung des Kopfes des Versuchstieres gegen den Rumpf verändert wird. Sie werden also von seiten des Tieres stets in derselben Weise ausgeführt, einerlei, ob sich dieses in Rücken-, Seiten- oder Bauchlage befindet.

Wenden ist eine Bewegung um eine dorsoventral verlaufende Achse, parallel einer Linie, welche den Scheitel mit der Mitte der Schädelbasis verbindet. Bei *Rechtswenden* ist die Schnauze nach der rechten Seite und der Hinterkopf nach der linken Seite des Tieres gerichtet, bei *Linkswenden* die Schnauze nach der linken und der Hinterkopf nach der rechten Seite.

Drehen ist eine Bewegung um eine sagittal verlaufende Achse, welche die Spitze der Schnauze mit dem Hinterhauptsloch verbindet. Beim *Rechtsdrehen* kommt der Scheitel nach der rechten, der Unterkiefer nach der linken Seite des Tieres zu stehen, beim *Linksdrehen* der Scheitel nach der linken, der Unterkiefer nach der rechten Seite.

Heben und *Senken* ist eine Bewegung des Kopfes um eine *frontal* verlaufende Achse, welche etwa durch die äußeren Öffnungen der beiden Gehörgänge geht. Beim *Heben* wird der Kopf dorsalwärts, beim *Senken* ventralwärts bewegt.

Unter den verschiedenen Lagen des Tieres sind die Lagen des Tierkörpers zur Horizontalebene zu verstehen. *Rücken-* und *Bauchlage* sind ohne weiteres verständlich. Bei *rechter Seitenlage* liegt die rechte Schulter unten, die linke oben; bei *linker Seitenlage* umgekehrt. Bei „*Hängelage, Kopf unten*" steht die Wirbelsäule senkrecht, der Kopf befindet sich unten, der After oben. Bei „*Hängelage, Kopf oben*" steht die Wirbelsäule senkrecht, der Kopf oben, der After unten.

Unter *Nystagmus nach rechts* wird verstanden ein Nystagmus mit der *schnellen* Komponente nach rechts, unter *Nystagmus nach links* das Umgekehrte.

A. Bewegungsreflexe (Bogengangsreflexe).

1. Drehreaktionen und -nachreaktionen (bzw. Nystagmus) auf Winkelbeschleunigung.

a) Auf die Augen.

Bei normalen Tieren.

Dreht man ein normales Versuchstier bei normaler Kopfstellung um eine im Raume vertikal stehende Achse, so führen die Augen bestimmte Bewegungen aus. Dreht man das Versuchstier z. B. nach rechts, so erfolgt während des Drehens eine langsame horizontale Augendeviation nach links, welche in bestimmten Intervallen immer wieder von schnellen horizontalen Augenbewegungen nach rechts unterbrochen wird. Dieser ganze Komplex von Augenbewegungen wird meistens mit dem Namen Nystagmus zusammengefaßt, wobei die langsame Augendeviation als langsame Phase, die schnellen Augenbewegungen nach der entgegengesetzten Richtung als schnelle Phase des Nystagmus bezeichnet wird. Die Richtung des Nystagmus wird genannt nach der Richtung der schnellen Phase: z. B. schlägt der Nystagmus nach rechts, wenn die schnellen Augenbewegungen nach rechts erfolgen und umgekehrt. Theoretisch ist diese Nomenklatur nicht richtig, da die langsame Phase das Primäre und Wesentliche des Augenreflexes bildet. Dafür spricht u. a., daß bei langsamer und über eine kurze Strecke ausgeführter Drehbewegung man *nur* die langsame Phase auftreten sieht. Zweitens wird am Anfang der Drehung zuerst immer die Augendeviation sichtbar, während als folgende Bewegung die schnelle Phase auftritt. Drittens gelingt es durch verschiedene Gifte, vor allem durch Narkotica, die schnelle Phase zum Verschwinden zu bringen, während die Augendeviation bestehen bleibt.

Um Irrtümer zu vermeiden, soll im folgenden für die langsame Phase des Nystagmus immer der Ausdruck „Drehreaktion bzw. -nachreaktion" und für die schnelle Phase der Ausdruck „Nystagmus" gebraucht werden.

Durch die Methode von Topolanski[1]), nach welcher die Bewegungen der isolierten Muskeln auf einem Kymographion registriert werden, gelingt es, auf einfache Weise Augenbewegungen und Nystagmus objektiv festzustellen. So war es Bartels[2]) möglich, zu zeigen, daß auch bei den verschiedenen Formen von vestibulärem Nystagmus (rotatorischem, thermischem und galvanischem) eine für corticale Augenbewegungen schon von Sherrington und Topolanski nachgewiesene, reziproke Innervation stattfindet. Schon im Jahre 1881 hat Högyes[3]) die Möglichkeit einer reziproken Innervation der Augenmuskeln geahnt. Wahrscheinlich infolge seiner Versuchsanordnung gelang es ihm aber nicht, dieselbe nachzuweisen, so daß er sie in Abrede stellte. Wenn man auf die angegebene Weise von Topolanski-Bartels den Nystagmus registriert, so sieht man, daß die Reaktion und der Nystagmus sich äußern in abwechselnden langsamen Kontraktionen und schnellen Erschlaffungen des einen Muskels und in langsamen Erschlaffungen und schnellen Kontraktionen des antagonistischen Muskels. Für Versuche an isolierten Augenmuskeln eignet sich am besten der thermische Nystagmus, da es bei allen Versuchstieren gelingt, durch thermische Reizung einen konstanten vestibulären Nystagmus hervorzurufen und während des Versuches der Kopf immer in derselben Stellung fixiert bleiben kann. Weiter hat sich herausgestellt, daß nach Ausschaltung von allen Augenmuskelnerven, mit Ausnahme eines N. abducens, durch den dazugehörigen M. rectus externus noch deutliche Nystagmusbewegungen nach beiden Richtungen ausgeführt werden können[4]). Ähnliche Versuche sind in der Literatur öfters beschrieben worden, in diesen werden aber nur die Augenmuskeln einfach durchschnitten [Kubo[5]), Bartels[2]) usw.], wodurch eine totale Ausschaltung des durchschnittenen Muskels, wie schon Graefe[6]) bemerkt hat, nicht mit Sicherheit erzielt werden kann. Während wohl allgemein angenommen wird, daß die Reflexbahn der langsamen Phase des vestibulären Augennystagmus über den N. vestibularis, das vestibuläre Korngebiet und die Augenmuskelkerne verläuft, sind die Meinungen über die Genese der schnellen Phase noch sehr geteilt. Die Annahme, daß auch der Reflex der schnellen Phase einen labyrinthären Ursprung hat [u. a. Maupetit[7])], hat sich als nicht richtig herausgestellt. Auf Grund des Auftretens eines vestibulären Nystagmus nach Fortnahme des zweiten Labyrinths bei einem vor einigen Tagen einseitig labyrinthektomierten Tier [Bechterew[8])] kann man das periphere Labyrinth als unerläßliche Auslösungsstelle der schnellen Phase ausschließen.

Merkwürdig ist, daß in der Literatur immer wieder die Meinung vertreten

---

[1]) Topolanski, A.: Das Verhalten der Augenmuskeln bei zentraler Reizung usw. v. Graefes Arch. f. Ophth. Bd. 46, S. 452. 1898.

[2]) Bartels, M.: Über Regulierung der Augenstellung durch den Ohrapparat. I. Mitt. (mit Ziba) v. Graefes Arch. f. Ophth. Bd. 76, S. 1. 1910. — II. Mitt. Ebenda Bd. 77, S. 531. 1910. — III. Mitt. Ebenda Bd. 78, S. 129. 1911. — IV. Mitt. (mit Ziba). Ebenda Bd. 80, S. 207. 1911. — Über die vom Ohrapparat usw. Klin. Monatsbl. f. Augenheilk. Bd. 50, S. 187. 1912.

[3]) Högyes, A.: Über den Nervenmechanismus der assoziierten Augenbewegungen. Urban & Schwarzenberg 1913. Übersetzung von Martin Sugár. (S. auch Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. 1912.)

[4]) de Kleyn, A.: Über vestibuläre Augenreflexe IV usw. v. Graefes Arch. f. Ophth. Bd. 107, S. 480. 1922.

[5]) Kubo, J.: Über die vom Nervus acusticus usw. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 114, S. 143. 1906.

[6]) Graefe, A. v.: Beiträge zur Physiologie usw. v. Graefes Arch. f. Ophth. Bd. 1, S. 1. 1854.

[7]) Maupetit, R. J. A.: Etude clinique etc. Thèse pour le doctorat. Bordeaux 1908.

[8]) Bechterew, W.: Ergebnisse der Durchschneidung usw. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 30, S. 312. 1883.

wird, daß die Bahn für die schnelle Phase des vestibulären Nystagmus über das Großhirn verläuft [Bartels, Wilson and Pike[1]), Rosenfeld[2]), Rothfeld[3]) für den Kopfnystagmus]. Man findet doch bei den verschiedensten Arten von Versuchstieren, in Übereinstimmung mit der Angabe von Flourens[4]) (Kaninchen), daß die schnelle Komponente von Augen- und Kopfnystagmus auch nach vollständiger Großhirnexstirpation auftreten kann. Nicht im Widerspruch hiermit steht die Tatsache, daß in tiefer Narkose die schnelle Phase des Nystagmus verschwindet und nur eine Deviation übrigbleibt. In tiefer Narkose unterliegen nicht nur das Großhirn, sondern auch andere Teile des Zentralnervensystems dem Einflusse des Narkoticums. Daß Trigeminuseinflüsse beim Zustandekommen der schnellen Komponente eine Rolle spielen, ist auf Grund der normalen Auslösbarkeit des vestibulären Augennystagmus nach doppelseitiger Trigeminusdurchschneidung nicht anzunehmen. [Daß dies nach einseitiger Durchschneidung der Fall ist, war übrigens schon aus den Untersuchungen von Kertész und Marschalko[5]) und Kubo[6]) bekannt.] Bartels, Marburg[7]), Brunner[8]) u. a. waren der Meinung, daß die Erregungen der propriozeptiven Nervenendigungen in den Augenmuskeln selbst [Sherrington und Tozer[9])] als Anfang des Reflexes der schnellen Phase angenommen werden müssen. Der folgende Versuch erbringt den Beweis, daß diese Auffassung nicht richtig ist[10]). Spritzt man während eines vestibulären Augennystagmus eine bestimmte Dosis Novocain (ungefähr 0,2 ccm 1proz. Novocain) in einen isolierten M. rect. ext. ein, während alle Augenmuskelnerven mit Ausnahme des zum isolierten M. rect. ext. gehörigen N. abducens durchtrennt worden sind, so tritt folgendes auf: Sowohl die schnelle Phase wie die langsame Phase werden allmählich kleiner, um schließlich gleichzeitig zu verschwinden. Wäre die Auffassung der obengenannten Untersucher richtig, so müßte im Anfang gleichzeitig mit der Lähmung der propriozeptiven Nervenendigungen[11]) eine Zeitlang die schnelle Phase bereits verschwunden sein, während die langsame Phase noch anwesend sein müßte, geradeso wie man es in tiefer Narkose beobachten kann. Die schnelle Phase des vestibulären Nystagmus kommt also nicht peripher, sondern wie auch Bárány aus theoretischen Gründen annimmt, zentral zustande. Auch Köllner und Hoffmann[12]), welche bei Kaninchen die Aktionsströme der isolierten Augenmuskeln registrierten, ziehen aus ihren schönen Untersuchungen denselben Schluß.

---

[1]) U. a. Gordon Wilson, J. u. F. H. Pike: The facts of stimulation and extirpation of the labyrinth of the ear etc. Philosoph. transact. of the roy. soc. of London, Ser. B. Bd. 203, S. 127. 1912.

[2]) Rosenfeld, M.: Der vestibuläre Nystagmus usw. Berlin: Julius Springer 1911.

[3]) Rothfeld, J.: Über den Einfluß des Stirnhirns usw. Autoreferat in Ber. üb. d. ges. Physiol. Bd. 5, S. 86. 1921.

[4]) Flourens, P.: Nouvelles expériences etc. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 1861, S. 673.

[5]) Siehe A. Högyes: Über den Nervenmechanismus der assoziierten Augenbewegungen. S. 82. Urban & Schwarzenberg 1913.

[6]) Kubo, J.: Über die vom Nervus acusticus usw. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 114, S. 143. 1906.

[7]) Marburg, O.: Zur Lokalisation des Nystagmus. Neurol. Zentralbl. 1912, S. 1366.

[8]) Brunner, H.: Bemerkungen zum zentralen Mechanismus usw. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 53, S. 1. 1919.

[9]) Tozer, F. M. u. C. S. Sherrington: Receptors and afferent fibres etc. Folia neurobiol. Bd. 4, S. 626. 1910.

[10]) de Kleyn, A.: Über vestibuläre Augenreflexe IV usw. v. Graefes Arch. f. Ophth. Bd. 107, S. 480. 1922.

[11]) Liljestrand, G. u. R. Magnus: Über die Wirkung des Novocains usw. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 176, S. 168. 1919.

[12]) Köllner, H. u. P. Hoffmann: Der Einfluß des Vestibularapparates usw. Arch. f. Augenheilk. Bd. 90, S. 170. 1922.

Es ist nun die Frage, wie sich die Augen verhalten, wenn der Kopf des Tieres während des Drehens verschiedene Lagen im Raume einnimmt. Hierfür kann man die folgende allgemeine Regel aufstellen:

Dreht man ein Versuchstier um eine im Raume vertikal stehende Achse[1]), so tritt eine Augendeviation in der Horizontalebene auf, und zwar derart, daß dabei die Augen ihre ursprüngliche Lage in dieser Ebene beizubehalten bestrebt sind. Der zu gleicher Zeit auftretende Nystagmus ist natürlich immer entgegengesetzter Richtung.

a) Während der Drehung bei *normaler Kopfstellung* tritt bei allen Versuchstieren eine horizontale Augendeviation auf. Dreht man das Versuchstier z. B. nach rechts, so erfolgt während des Drehens eine Augendeviation nach links.

b) Wird ein Versuchstier mit *aufwärtsgerichtetem Kopf* nach rechts gedreht, so entsteht während des Drehens bei Tieren mit seitlich stehenden Augen (z. B. Kaninchen) eine vertikale Augendeviation (in bezug auf die Orbita), und zwar am rechten Auge nach abwärts und am linken Auge nach aufwärts. Bei Tieren mit frontal gestellten Augen (z. B. Affen) entsteht, wenn man auf dieselbe Weise vorgeht, eine rotatorische Augendeviation, und zwar am rechten Auge mit dem oberen Augenpol temporalwärts, am linken nasalwärts.

c) Während der Drehung in *Seitenlage* tritt bei Tieren mit seitlich stehenden Augen eine rotatorische Augendeviation auf, während dieselbe bei Tieren mit frontal gestellten Augen vertikalgerichtet ist.

Dreht man z. B. ein Versuchstier mit dem Kopf in *rechter* Seitenlage nach *rechts*, so erfolgt bei Tieren mit seitlich stehenden Augen eine rotatorische Augendeviation an beiden Augen mit dem oberen Pol nasalwärts. Bei Tieren mit frontal gestellten Augen tritt an beiden Augen eine vertikale Augendeviation nach unten auf.

Bei Drehung um die verschiedenen Achsen nach links treten immer die umgekehrten Bewegungen auf wie bei Drehung nach rechts.

Man muß sich klar machen, daß, wenn z. B. ein Kaninchen mit aufwärts gerichtetem Kopfe um eine vertikale Achse gedreht wird, wodurch in bezug auf die Orbita *entgegengesetzte* Vertikalbewegungen der beiden Augen auftreten (das eine Auge geht nach oben, das andere nach unten), diese Bewegungen in Wirklichkeit nicht gegensinnig, sondern in bezug auf die Horizontalebene gleichsinnig sind. Dieses sich klar zu machen ist darum von Bedeutung, weil der Tatsache, daß die während einer Drehung in der Horizontalebene auftretenden Augenbewegungen kompensatorisch sind, eine große physiologische Bedeutung zukommt. Auch auf ein zweites Moment, welches für ein gutes Verständnis der bei der Drehung auftretenden Augenbewegungen von Bedeutung ist, möge hier kurz hingewiesen werden: Wenn man ein Versuchstier z. B. mit Normalstellung des Kopfes in der Hand hält, und sich nach rechts dreht, so deviieren die Augen, wenn man die Schnauze nach innen hält, im Sinne der Drehrichtung nach links, hält man die Schnauze nach außen, so deviieren die Augen dagegen entgegen der Drehrichtung aber ebenfalls nach links. Die Hauptsache ist, daß, wenn man sich nach einer bestimmten Richtung dreht, das Versuchstier, *gleichgültig in welcher Lage es sich auch befinden möge*, ebenfalls immer nach derselben Richtung gedreht wird. Bezeichnungen als „Reaktionen im Sinne der Drehrichtung" oder „entgegen der Drehrichtung" sind darum lieber zu vermeiden.

Augendrehnachreaktionen und Augendrehnachnystagmus.

Wenn man ein Versuchstier eine Zeitlang dreht und dann plötzlich mit der Drehung aufhört, treten die sog. Augendrehnachreaktionen und -nystagmus auf, welche immer eine entgegengesetzte Richtung haben wie die während der Drehung auftretenden Augendrehreaktionen und -nystagmus.

[1]) Es kommt auf dasselbe heraus, ob man sich selbst dreht mit dem Tier in der Hand oder dasselbe auf einer Drehscheibe dreht.

Erasmus Darwin[1]) war der erste, welcher durch Betasten der geschlossenen Augen die während und nach der Drehung auftretenden Augenbewegungen beobachtet und darauf aufmerksam gemacht hat, daß bei Blinden diese Reaktionen ebenfalls auftreten. Eine genaue Beschreibung der Augenreaktionen bei Menschen nach Drehungen bei verschiedener Kopfstellung verdanken wir Purkinje[2]). Breuer[3]) zeigte, daß dieselben labyrinthären Ursprungs sind. Er hat darauf hingewiesen, daß die Augendrehreaktionen während und nach der Drehung unter denselben Bedingungen auftreten wie die später zu besprechenden Kopfdrehreaktionen und -nachreaktionen, deren labyrinthären Ursprung er bei Tauben genau nachwies.

Bei der Untersuchung der labyrinthären Augendrehreaktionen sind optische Reflexe genau auszuschalten. Dieselben spielen bei Tieren mit seitlich gestellten Augen wie Kaninchen, Meerschweinchen usw. keine oder nur eine ganz geringe Rolle; bei Tieren mit frontal stehenden Augen (besonders bei Affen) können sie dagegen sehr störend auf die Untersuchung einwirken (sog. optischer Nystagmus). Eine einfache Methode zur Ausschaltung dieser optischen Reflexe ist auch die Untersuchung unter einem Baldachin.

Bei allen labyrinthären Untersuchungen ist es zweitens notwendig, daß die Stellung des Kopfes zum Körper während der Untersuchung unverändert bleibt, weil Halsreflexe sonst einen Einfluß auf die Augenstellungen ausüben können.

Genauere quantitative Untersuchungen über den Augendrehnachnystagmus verdanken wir Högyes. Er wies darauf hin, daß der horizontale Nachnystagmus viel länger dauert als der rotatorische oder der vertikale.

Wiewohl seine Befunde, was den Unterschied der verschiedenen Nystagmusformen anbelangt, vollkommen richtig sind, muß doch davor gewarnt werden, weitergehende Schlüsse zu ziehen aus feineren quantitativen Unterschieden in dem Augennystagmus bei Drehversuchen unter verschiedenen Umständen. Jeder, der sich eingehend mit dergleichen Untersuchungen befaßt hat, weiß z. B., daß bei Drehung unter genau *denselben* Umständen der Augendrehnachnystagmus nicht nur bei verschiedenen Tieren von derselben Gattung, sondern sogar bei ein und demselben Tier an verschiedenen Tagen usw. sehr verschieden sein kann[4]).

Übrigens hat schon Bartels darauf hingewiesen, wie ungeeignet für feinere quantitative Erregbarkeitsmessungen des Vestibularapparates die bis jetzt üblichen Untersuchungsmethoden sind. Mehrfache Untersuchungen auf einem Drehbrett sind viel zu starke Reize für den außergewöhnlich empfindlichen Vestibularapparat. Dadurch stößt auch die Bestimmung des Schwellenwertes für die Augendrehreaktionen auf große Schwierigkeiten. Reagiert der Vestibularapparat doch schon bei Drehungen um einzelne Grade.

Bei labyrinthlosen Tieren.

Wenn man beide Labyrinthe entfernt, sind die Augendrehreaktionen, -nachreaktionen und -nystagmus nach sorgfältiger Ausschaltung der optischen Reflexe nicht mehr auszulösen. Die erste derartige Untersuchung bei Säugetieren (Kaninchen) stammt von Högyes, und gegen seinen Befund sind außer durch Cyon[5]) niemals Einwände erhoben worden.

[1]) Darwin, E.: Zoonomia or the laws of organic life Bd. I, S. 337. London 1801.

[2]) Purkinje, J.: Beiträge zur näheren Kenntnis des Schwindels aus heautognostischen Daten. Med. Jahrb. Bd. 6, S. 79. 1820.

[3]) Breuer, J.: Über die Funktion der Bogengänge des Ohrlabyrinthes. Med. Jahrb. 1874, H. 1. — II. Mitt. Ebenda 1875, H. 1.

[4]) Dusser de Barenne, J. G. u. A. de Kleyn: v. Graefes Arch. f. Ophth. Bd. 111, S. 374. 1923.

[5]) Cyon, E. v., u. a.: Gesammelte physiol. Arbeiten. Berlin: August Hirschwald 1888.

Zur Labyrinthexstirpation resp. Ausschaltung stehen verschiedene Methoden zur Verfügung. Eine *operative Ausschaltung* kann man auf dreierlei Weise bewerkstelligen: 1. *Vom Mastoid aus*, also ungefähr wie die Neumannsche Labyrinthoperation bei Menschen. Diese Methode kommt unter den Säugetieren eigentlich nur bei Affen in Betracht. 2. *Von der Bulla ossea aus.* Dieser Weg, welcher, soweit uns bekannt, zuerst von Heidenhain[1]) und Högyes gewählt wurde, ist bei Säugetieren (Affen ausgenommen) der geeignetste. 3. Durch *intrakranielle Durchschneidung* des *Nervus acusticus* resp. *vestibularis*. Diese Durchschneidung hat aber den Nachteil, daß Nebenverletzungen des Zentralnervensystems schwer zu vermeiden sind. Bei Pferden und Schafen, deren N. vestibularis und cochlearis in der Schädelhöhle voneinander getrennt verlaufen, ist es Biehl[2]) gelungen, den N. vestibularis zu durchtrennen mit Intaktlassung des N. cochlearis. Auch diese Durchtrennung war ihm aber nicht möglich, ohne schwerere Verletzungen des Gehirns. Zu Demonstrationszwecken, natürlich nicht für exakte Versuche, kann man die Labyrinthe von Meerschweinchen schnell ausschalten, entweder durch Einträufeln von einigen Tropfen Chloroform in den Gehörgang [Brown-Séquard[3])] oder auf Grund der Untersuchungen von König[4]) und Breuer[5]) durch Einspritzen von Cocain in das Mittelohr (bei Katzen usw. durch Einspritzen von Cocain in das Labyrinth selbst).

Bei Tieren nach einseitiger Labyrinthexstirpation.

Unmittelbar nach einseitiger Labyrinthexstirpation tritt bei den Versuchstieren spontaner Nystagmus mit der schnellen Komponente nach der gesunden Seite auf, der nach einigen Tagen aufhört. Daß dieser Spontannystagmus eine Folgeerscheinung der einseitigen Ausschaltung der Bogengänge darstellt, wird später gezeigt werden. Will man die Augendrehreflexe also genau untersuchen, so ist es notwendig, nach erfolgter Labyrinthexstirpation zu warten, bis dieser spontane Nystagmus verschwunden ist. Es hat sich nun herausgestellt, daß bei Normalstellung des Kopfes, z. B. nach *linksseitiger* Labyrinthexstirpation *während* einer Drehung nach *rechts* Augendrehreaktion und -nystagmus stark und *nach* der Drehung gering sind. In bezug auf die Augenreflexe während und nach Linksdrehung gilt das Umgekehrte. Hieraus geht ohne weiteres hervor, daß während *Rechts*drehung von *normalen* Tieren die horizontale Augendrehreaktion hauptsächlich durch eine Reizung des *rechten* Labyrinths zustande kommt, die *Augendrehnachreaktion* hauptsächlich durch eine Reizung des *linken* Labyrinths. Das Labyrinth der anderen Seite *verstärkt* daher diese Reaktionen, aber wirkt quantitativ schwächer. Auf die Erklärung dieser Tatsache wird später bei der Besprechung der Theorie des Bogengangsapparates näher eingegangen werden (S. 1007).

Ruttin[6]) hat klinisch festgestellt, daß dieser Unterschied der horizontalen Augendrehreflexe nach einseitiger Labyrinthexstirpation bei Rechts- und Linksdrehung allmählich verschwindet. Bei Versuchstieren kann man dieselbe Beob-

---

[1]) Siehe S. Baginski: Die Funktion der Bogengänge usw. Biol. Zentralbl. Bd. 1, S. 442. 1881/82.

[2]) Biehl, C.: Über die intrakranielle usw. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Kl. III, Bd. 109, S. 324. 1900.

[3]) Brown-Séquard, C. E.: Nouvaux faits relatifs à l'action du chloroforme etc. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol., Ser. 7, Bd. 2. 1880.

[4]) König, Ch. J.: Contribution à l'étude expérimentale etc. Thèse de Paris 1897.

[5]) Breuer, J.: Studien über den Vestibularapparat. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Kl. III, Bd. 112, S. 315. Nov. 1903.

[6]) Ruttin, E.: Über Kompensation des Drehnystagmus. Verhandl. d. dtsch. otol. Ges. 1914, S. 93.

achtung machen. Mit dieser Kompensation steht wahrscheinlich der von Bechterew beschriebene sog. kompensatorische Nystagmus im Zusammenhang: Wenn man bei einem Versuchstier beide Labyrinthe zu gleicher Zeit exstirpiert, tritt begreiflicherweise kein spontaner Nystagmus auf. Wenn man aber nur ein Labyrinth exstirpiert und erst einige Tage später das andere Labyrinth entfernt, so tritt ein spontaner Nystagmus auf mit der schnellen Phase nach der Seite des zuerst entfernten Labyrinths, geradeso als ob dieses letztere noch intakt wäre. Die Frage, welcher Teil des Zentralnervensystems für diese Kompensation verantwortlich gemacht werden muß, ist bisher noch nicht experimentell gelöst.

Auslösungsstelle im peripheren Labyrinth.

Während die labyrinthäre Genese der Augendrehreflexe mit Sicherheit festgestellt worden ist, bleibt noch die Frage offen, welche Teile des Labyrinths, Bogengänge oder Otolithen, für das Auftreten dieser Reflexe verantwortlich gemacht werden müssen. Eine operative Methode zur isolierten Ausschaltung der Bogengänge mit Intaktlassen der Otolithen oder der Otolithen mit Intaktlassen der Bogengänge ist bis jetzt allein bei Fischen ausführbar gewesen [u. a. Kubo[1]), Benjamins[2]), Maxwell[3])], bei Säugetieren war dasselbe noch nicht möglich. In der letzten Zeit gelang es wohl de Burlet und Hofmann[4]) auch bei Säugetieren unter dem binokularen Mikroskop von Zeiss die Otolithen isoliert frei zu präparieren, und hat es sich als möglich herausgestellt, auch bei lebenden Kaninchen die Sacculusotolithen isoliert zu entfernen (Macula und Otolithenmembran). Diese Methode ist aber leider nicht auf den Utriculus anwendbar, da derselbe so innig mit dem Bogengangsapparat verbunden ist, daß eine isolierte Exstirpation nicht möglich erscheint. Auch die Eröffnung des Labyrinths, wodurch die Druckverhältnisse in demselben verändert werden, ist ein Nachteil von dergleichen Exstirpationsversuchen. Die schonendste und sicherste Methode der isolierten Ausschaltung von Otolithen und Bogengangsapparat wäre eine Durchschneidung der verschiedenen zugehörigen Nerven. Bei Versuchen am Kaninchenschädel hat sich herausgestellt, daß es möglich ist, unter dem Mikroskop die verschiedenen Nerven des Labyrinths freizulegen und zu durchschneiden, ohne das Labyrinth zu eröffnen. Weitere Versuche werden entscheiden müssen, ob diese Methode auch bei lebenden Tieren anwendbar ist. Eine für viele Zwecke praktisch brauchbare Methode zur Ausschaltung der Otolithenreflexe hat Wittmaack[5]) 1909 veröffentlicht, wobei es durch sehr schnelles Zentrifugieren (etwa 2000 Umdrehungen pro Minute) gelingt, die Otolithenmembranen abzuschleudern, während die Cristae intakt bleiben. Eine ausführliche physiologische Untersuchung der Versuchstiere wurde von Wittmaack bei diesen zu anatomischen Zwecken angestellten Experimenten nicht vorgenommen. Bei Wiederholung dieser Versuche[6]) hat sich nun herausgestellt, daß nach totaler Abschleuderung der Otolithenmembranen (anatomische Kontrolle in Serienschnitten) die Augendrehreaktionen mit -nystagmus noch vollkommen normal auslösbar sind. Die Augendrehreaktionen und -nachreaktionen mit

[1]) Kubo, J.: Über die vom Nervus acusticus ausgelösten Augenbewegungen. II. Mitt. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 115, S. 457. 1906.

[2]) Benjamins, C. E.: Contribution à la connaissance etc. Arch. néerl. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 2, S. 536. 1918.

[3]) Maxwell, S. S.: Zusammenfassung in Labyrinth and Equilibrium. Monographs on exp. Biology. Philadelphia a. London: Lippincott Company 1923.

[4]) Siehe R. Magnus: Körperstellung, S. 470. Berlin: Julius Springer 1924.

[5]) Wittmaack, K.: Über Veränderungen im inneren Ohr nach Rotationen. Verhandl. d. dtsch. otol. Ges. Bd. 18, S. 150. 1909.

[6]) de Kleyn, A. u. R. Magnus: Über die Funktion der Otolithen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 186, S. 61. 1921.

-nystagmus sind also Bogengangsreflexe und können trotz Fehlen der Otolithenmembranen normal zustande kommen. Cyon hatte in Übereinstimmung hiermit schon früher festgestellt, daß die Erregung eines jeden Bogenganges pendelnde Augapfelbewegungen hervorruft, deren Richtung durch die Wahl des gereizten Kanales bestimmt wird.

Der Einwand, u. a. von Quix[1]) erhoben, daß die Membranen nur infolge von Fehlern beim Fixieren usw. an anderen als normalen Stellen nach dem Zentrifugieren gefunden werden, und daß man auch bei Präparaten von normalen Tieren genau dasselbe antreffen kann, ist nicht aufrecht zu halten. Erstens sitzen an gut fixierten normalen Präparaten die Otolithenmembranen an Ort und Stelle. In Ausnahmefällen sind die äußersten Ränder abgehoben. Nach dem Zentrifugieren werden die Membranen aber an ganz entfernten Stellen im *Innern* des häutigen Labyrinths, z. B. in den Bogengängen, angetroffen. Zweitens ist man sogar imstande, an den Präparaten nicht nur die Tatsache des Zentrifugierens, sondern auch Unterschiede in der Zentrifugier*richtung* der Tiere zu diagnostizieren, von welcher man vorher nichts wußte [de Burlet[2])].

Eine Besonderheit der Wittmaackschen Methode ist wohl, daß nur die Otolithenmembranen abgeschleudert werden. Es ist nämlich nicht dasselbe, ob man bei einem Versuchstier die ganzen Otolithenapparate entfernt oder nur allein die Otolithenmembranen abschleudert. Wir müssen, wie sich später zeigen wird, annehmen, daß auch vom membranlosen Sinnesepithel der Maculae konstante Reize ausgehen. Wenn man aber annehmen wollte, daß auch von der membranlosen Macula Augendrehreflexe ausgelöst werden können, so wäre doch kaum zu erwarten, daß diese Reflexe nach Abschleuderung der Otolithenmembranen sich, wie oben mitgeteilt, in nichts von den Augendrehreflexen normaler Tiere unterscheiden würden. Jedenfalls steht fest, daß alle bis jetzt bekannten Labyrinthreflexe, welche auch aus anderen Gründen als Otolithenreflexe zu betrachten sind, nach Abschleuderung der Otolithenmembranen vollständig fehlen.

Eine andere Frage ist, ob unter bestimmten Umständen bei den Drehversuchen nicht auch die Otolithenapparate miterregt werden können. Wenn man ein Versuchstier auf einer Drehscheibe exzentrisch dreht, kommt neben dem Drehmoment auch die Zentrifugalkraft in Betracht, welch letztere ihren Einfluß auf die Otolithenapparate ausüben könnte. Bei Versuchen von Masuda[3]) und Rohrer[4]) am Meerschweinchen hat sich herausgestellt, daß in einer Versuchsreihe mit Variation des Drehradius von 1,4—27,4 cm keine Zunahme, sondern eine leichte Abnahme der vom Labyrinth ausgelösten Reflexerscheinungen gefunden wurde, woraus sie den Schluß ziehen, daß die Mitwirkung von Fliehkräften bei den Drehversuchen jedenfalls gering ist.

b) Kopfdrehreaktionen und Kopfdrehnystagmus.

Bei normalen Tieren.

Bezüglich der nach Drehung auftretenden Kopfbewegungen kann man, ebenso wie für die Augen, die folgende Regel aufstellen: Dreht man ein Versuchstier um eine vertikal stehende Achse, dann erfolgt die Kopfdeviation (langsame Phase) in der Horizontalebene, und zwar derartig, daß dabei der Kopf seine ursprüngliche Lage in dieser Ebene beizubehalten versucht. Ausgehend von dieser Regel kann man sich die verschiedenen während der Drehung auftretenden Kopfbewegungen selbst konstruieren:

a) Befindet sich das Tier in Normalstellung, so tritt bei Drehung nach rechts eine horizontale Kopfwendung nach links auf.

b) Hält man das Versuchstier mit dem Kopf nach unten und dreht sich nach rechts, so erfolgt während des Drehens eine Kopfdrehung nach links.

---

[1]) Quix, F. H.: La fonction des otolithes. Arch. néerl. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 6, S. 1. 1921.

[2]) de Burlet, H. M. u. J. H. de Haas: Die Stellung der Maculae acusticae im Meerschweinchenschädel. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 68, S. 177. 1923.

[3]) Masuda, T.: Beitrag zur Physiologie des Drehnystagmus. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 197, S. 1. 1922.

[4]) Rohrer, F.: Zur Theorie der Drehreizung usw. Schweiz. med. Wochenschr. 1922, Nr. 27, S. 1.

c) Hält man das Tier in linker Seitenlage in der Luft und dreht sich nach rechts, so tritt während des Drehens eine Kopfhebung auf; hält man das Tier bei derselben Drehrichtung in rechter Seitenlage in der Luft, dagegen eine Kopfsenkung. Für Untersuchungen in Seitenlage muß man sehr ruhige Tiere benutzen, bei welchen man den Kopf leicht unterstützt, sonst versuchen sie infolge des später zu besprechenden Labyrinthstellreflexes auf den Kopf, denselben in die Normalstellung zu bringen.

Der Kopfnystagmus schlägt immer nach der der Kopfdrehreaktion entgegengesetzten Richtung. Bei Drehung um die verschiedenen Achsen nach links treten immer die umgekehrten Bewegungen auf wie bei Drehung nach rechts. Während die Kopfdrehreaktionen bei den verschiedenen Versuchstieren fast immer auszulösen sind, ist der Kopfnystagmus inkonstant.

Kopfdrehnachreaktionen und -nachnystagmus.

Betreffs der nach der Drehung auftretenden Kopfdrehnachreaktionen und -nachnystagmus kann man kurz zusammengefaßt sagen, daß diese Kopfbewegungen immer eine entgegengesetzte Richtung haben wie die während des Drehens auftretenden Kopfdrehreaktionen und -nystagmus.

Die Kopfdrehnachreaktionen können nicht nur untersucht werden, wenn der Experimentator das Tier in der Hand hält und sich um seine eigene Achse dreht, sondern auch ganz gut auf die Weise, daß das Tier auf einer Drehscheibe mit in den verschiedenen erforderlichen Lagen fixiertem Kopfe gedreht, und nach der Drehung der Kopf losgelassen wird. Die Drehnachreaktionen sind nämlich, wie aus dem bekannten Gesetz von Purkinje hervorgeht, allein abhängig von der Lage des Kopfes *während* des Drehens und ändern sich nicht, wenn das Tier nach dem Drehen eine andere Kopfstellung annimmt.

Das Gesetz von Purkinje lautet: „daß der Durchschnitt des Kopfes, um dessen Achse die erste Bewegung geschah, die Schwindelbewegung bei jeder nachmaligen Lage des Kopfes unverändert bestimmt". In letzter Zeit haben Fischer und Wodak[1]) gefunden, daß die Drehempfindungen einen ganz charakteristischen rhythmischen Ablauf aufweisen. So tritt beispielsweise nach einer passiven Rechtsrotation (im Sinne des Uhrzeigers) auf dem Drehstuhle mit verdeckten Augen die Empfindung einer Drehung nach links ein (1. neg. Phase), nach Ablauf derselben und einem gewissen Zeitraume subjektiver Ruhe die Empfindung einer Rechtsdrehung (1. pos. Phase), welcher Wechsel sich noch mehrmals wiederholt (2. neg., 2. pos. Phase usw.). Fischer und Wodak weisen nun darauf hin, daß das Purkinjesche Gesetz nur während der Dauer der ersten negativen Phase Geltung hat.

Wiewohl die Befunde von Fischer und Wodak (und auch das ursprüngliche Purkinjesche Gesetz) sich nur auf die Drehempfindungen beziehen, muß doch in der Zukunft auch bei Untersuchungen auf Labyrinthdrehreflexe damit gerechnet werden.

Andererseits muß darauf hingewiesen werden, daß häufig in der älteren, aber doch auch noch in der neueren Literatur ganz mit Unrecht die Dreh*empfindungen* der *Tiere* eine große Rolle spielen. Angaben, daß diese oder jene Bewegungen der Tiere durch ihr Schwindelgefühl ausgelöst werden, können zwar eine bequeme Methode sein zur Umschreibung bestimmter Erscheinungen, als wirkliche Erklärungen entbehren sie jeden Wertes, sind und bleiben doch die Empfindungen der Tiere für uns immer ein geschlossenes Buch. Alle diese Reaktionen treten unverändert nach vollständiger Exstirpation des Großhirns, der Stammganglien und Thalami auf.

Weitere Reaktionsbewegungen der Tiere nach der Drehung.

Mach[2]) hat als erster diese Reaktionsbewegungen bei Kaninchen in seinem bekannten „Sargversuch" ungefähr auf die folgende Weise beschrieben. Er konstruierte für die Kaninchen eine Art Sarg in Form eines vierseitigen Pyramidenstutzes. Drei der 6 Brettchen, aus welchen der Sarg bestand, waren ver-

[1]) Fischer, M. H. u. E. Wodak: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 3, S. 198—215 u. 254—257. 1922.

[2]) Mach, E.: Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen. Leipzig 1875.

längert, so daß sie zum Anschrauben des kleinen Apparates auf die Scheibe der Zentrifugiermaschine benutzt werden konnten. Das eine Seitenbrettchen war in Bändern beweglich und wurde mit Hilfe eines Hakens geschlossen, so daß man es rasch öffnen konnte. Der Kopf des Kaninchens kam nun in den engeren Raum, der Zwischenraum um den Kopf wurde gut mit Watte ausgestopft, so daß die Kopfstellung während des Drehens nicht geändert werden konnte. Wurde nun das Kaninchen mit dem Kopf in Normalstellung horizontal nach rechts gedreht und *nach* der Drehung rasch aus dem Kästchen geworfen, so drehte es sich krampfhaft im Sinne des Uhrzeigers, indem es auf den Vorderbeinen ruhend mit den Hinterbeinen umherhüpfte. Der Kopf des Tieres war im Sinne des Uhrzeigers verdreht und machte die von Breuer an Vögeln beobachteten Bewegungen. Das Tier wurde jetzt um die Längsachse des Körpers und Kopfes in Drehung versetzt; nach beendigter Drehung rasch auf den Tisch herausgeworfen, wälzte es sich einige Sekunden lang beharrlich um die Längsachse, und zwar in demselben Sinne, in welchem es gedreht wurde.

Zum Schluß wurde das Kaninchen gedreht um eine von rechts nach links durch den Kopf hindurchgehende Achse. Bei dem jungen und nicht kräftigen Versuchstier von Mach waren die Erscheinungen nach dieser Drehung nicht deutlich. Mach zweifelt aber nicht daran, daß kräftige Tiere, nach solch einer Drehung freigelassen, sich nach vorn oder hinten, je nach der Drehungsrichtung überschlagen und Purzelbäume machen würden.

Spätere Versuche haben diese Befunde von Mach vollkommen bestätigt, ebenso wie seine Voraussetzung in bezug auf eine Drehung um die bitemporale Achse.

Später haben Bárány, Reich und Rothfeld[1]) eine einfachere Untersuchungsmethode angegeben und die Befunde nach Mach bestätigt. Sie benutzten einen Drehstuhl mit Arretiervorrichtung, auf dem ein Diener mit dem Versuchtier in der Hand gedreht wurde. Im Moment des Anhaltens wurde das Versuchstier auf ein an den Drehstuhl angeschraubtes Brett losgelassen. Da die Drehung bei den meisten Tierarten (s. unten) auf die Körper- und Extremitätenmuskulatur keinen sehr starken Einfluß ausübt, und da außerdem die nach einseitiger Labyrinthexstirpation auftretenden Rollungen erst sekundär durch die Halsdrehung ausgelöst werden, ist es am wahrscheinlichsten, daß die obengenannten Körperbewegungen mindestens zu einem Teil sekundär infolge der durch die Drehung hervorgerufenen Änderung der Stellung des Kopfes in bezug auf den Rumpf auftreten. Rothfeld[2]) hat diese Reaktionsbewegungen in diesem Sinne näher analysiert.

Bei labyrinthlosen Tieren.

Daß die soeben beschriebenen Kopfdrehreaktionen und -nachreaktionen tatsächlich von den Labyrinthen ausgelöst werden, hat zuerst Breuer bei Tauben nachgewiesen. Wenn man beide Labyrinthe exstirpiert und danach die Tiere, um die optischen Reflexe auszuschalten, mit einer Kopfkappe untersucht oder die Augenlider zunäht, treten sie nicht mehr auf. Dieser Befund konnte durch alle späteren Untersucher auch an Säugetieren vollkommen bestätigt werden.

Bei Tieren nach einseitiger Labyrinthexstirpation.

Breuer hat von jeher die Auffassung vertreten, daß der nervöse Endapparat einer Ampulle bei Drehung (in seiner Ebene) nach beiden Richtungen erregt

[1]) Bárány, R., Z. Reich u. J. Rothfeld: Experimentelle Untersuchungen usw. Neurol. Zentralbl. 1912, Nr. 18.

[2]) Rothfeld, J.: Über den Einfluß der Kopfstellung auf die vestibulären Reaktionsbewegungen usw. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 159, S. 607. 1914.

wird. Crum Brown [1]) und später Mach verteidigten die gegenteilige Ansicht. Durch Versuche an einseitig labyrinthektomierten Tauben konnte Breuer später den direkten Beweis für seine Anschauung liefern: „Ich habe mich mit aller Sicherheit davon überzeugt, daß Tauben, denen der Vestibularapparat einer Seite völlig exstirpiert war, auch ohne zu sehen, Drehungen nach *jeder* Richtung mit kompensierenden Bewegungen beantworten“ [2]). Versuche an Säugetieren ergaben später im Prinzip genau dieselben Befunde. Für die Kopfdrehreaktionen und -nachreaktionen nach einseitiger Labyrinthexstirpation machen sich dieselben Gesetzmäßigkeiten geltend, welche früher für die Augendrehreflexe beschrieben wurden. Auch hier gilt, daß während Rechtsdrehung von normalen Tieren die Kopfdrehreaktion hauptsächlich durch eine Reizung des rechten Labyrinths zustande kommt, die Kopfdrehnachreaktion hauptsächlich durch eine Reizung des linken Labyrinths. Das Labyrinth der anderen Seite verstärkt dabei diese Reaktionen, wirkt aber quantitativ schwächer. In bezug auf Linksdrehung gilt das Umgekehrte. Dreyfuss [3]) beschreibt einen sehr demonstrativen Versuch: Er hatte 4 Meerschweinchen auf eine Drehscheibe gesetzt, und zwar ein normales, ein rechtsseitig, ein linksseitig und ein doppelseitig labyrinthektomiertes Tier, und dann gewartet, bis die Tiere vom vorgesetzten Futter fraßen. Wurde nun die Scheibe rotiert, *gleichviel* nach welcher Richtung, so hörte das normale Tier zu fressen auf, das rechtsseitig labyrinthlose Tier fraß während Rechtsdrehung weiter und hörte während Linksdrehung auf, das linksseitige verhielt sich in demselben Sinne umgekehrt, und das labyrinthlose Tier störte sich an keiner Drehung und fraß immer ruhig weiter.

Auslösungsstelle der Kopfdrehreflexe im peripheren Labyrinth.

Da es also sicher ist, daß die Kopfdrehreflexe im peripheren Labyrinth ausgelöst werden, kann für ihre genauere Lokalisation von der früher genannten Zentrifugiermethode Gebrauch gemacht werden. Dabei hat sich herausgestellt, daß diese Reflexe bei Meerschweinchen nach totaler Abschleuderung der Otolithenmembranen noch normal auslösbar sind. Hieraus kann der Schluß gezogen werden, daß für das Zustandekommen der Kopfdrehreflexe die Otolithen nicht nötig und als ihre Auslösungsstelle die Bogengänge zu betrachten sind. Die berühmten Versuche von Flourens hatten übrigens schon gezeigt, daß eine Verletzung der verschiedenen Bogengänge Kopfbewegungen der Tiere zur Folge hat, welche von der Lage der verletzten Bogengänge abhängen. Wiederholung dieser Versuche und genaue Analyse der beobachteten Erscheinungen haben Breuer zu seiner bekannten Theorie der Bogengangsapparate geführt.

c) Drehreaktionen auf das Becken und die Extremitäten.

Bei normalen Tieren.

Dusser de Barenne [4]) hat gezeigt, daß beim Frosch direkte Labyrinthdrehreaktionen auf die Extremitäten bestehen. Unter den Säugetieren konnte

[1]) Brown, Crum A.: On the Sense of Rotation and the Anatomy and Physiology of the semicircular Canals of the internal Ear. Journ. of anat. a. physiol. Bd. 8, S. 327. 1874. (Die ganze Mitteilung ist auch wörtlich zu finden in Mach: Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen. Leipzig 1875.)

[2]) Breuer, J.: Über die Funktion der Bogengänge des Ohrlabyrinthes II. Mitt. Med. Jahrb. 1875, H. 1, S. 48.

[3]) Dreyfuss, R.: Experimenteller Beitrag usw. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 81, S. 621. 1900.

[4]) Dusser de Barenne, J. G.: Über eine neue Form usw. Psychiatr. en neurol. bladen (Festschrift Winkler) 1918.

beim Affen[1]) und in der letzten Zeit von GRAHE[2]) auch bei Kaninchen ein derartiger Einfluß festgestellt werden.

Hält man einen Affen in aufrechter Körperhaltung mit dem Kopf nach oben und dem Gesichte nach innen zum Experimentator gerichtet frei in der Luft, und führt nunmehr eine Drehbewegung aus, wobei eine Kopfdrehreaktion durch Festhalten des Kopfes verhindert wird, so sieht man (auch nach Verschluß der Augenlider) in sehr wechselndem Ausmaße eine Reaktion der Extremitäten und des Beckens erfolgen. Bei voll ausgebildeter Reaktion sieht man z. B. beim Drehen nach rechts (Gesicht des Affen nach innen), daß der linke Arm des Affen eine kräftige Abduktion ausführt, wobei der Ellbogen gestreckt wird und die Hand eine Greifbewegung macht; der rechte Arm dagegen wird adduziert. Das Ergebnis ist, daß das Tier mit beiden Armen nach seiner linken Seite greift. Eine entsprechende Bewegung wird mit den Hinterbeinen ausgeführt. Hierbei wird das linke Hinterbein abduziert, zugleich in der Hüfte gebeugt und im Knie gestreckt, während das rechte Hinterbein adduziert wird. Gleichzeitig erfolgt eine kräftige Drehung des Beckens, welche bis zu 90° betragen kann, in der Weise, daß das Tier mit seiner ganzen Bauchseite vorangeht. Diese Beckendrehreaktion läßt sich am besten studieren, wenn der Experimentator mit der einen Hand den Hinterkopf des Tieres faßt und mit der anderen den Schwanz so umgreift, daß Drehung des Tieres möglich ist. Wird das Tier bei fixiertem Kopf und aufrechter Körperstellung nicht mit dem Gesicht nach innen, sondern mit dem Gesicht nach außen gedreht, so tritt gewöhnlich keine asymmetrische Reaktion der Arme ein. Sie werden vielmehr beide nach oben gehoben, so daß dadurch eine Art „Adorantenstellung" zustande kommt. Wird das Tier in Rückenlage mit dem Kopf nach außen gedreht, dann führen die Arme meist nur eine einfache Greifbewegung aus. Hält man das Tier in aufrechter Körperstellung, so daß die eine Seite zum Experimentator hinsieht, so wird bei Drehung mit dem Gesicht voran das Becken nach außen gedreht, während bei Drehung mit dem Hinterkopf voran das Becken nach innen gedreht wird. Nach Aufhören der Bewegung tritt eine Nachreaktion in umgekehrtem Sinne ein.

Aus der Beschreibung dieser Reaktionen geht schon hervor, daß die Ergebnisse der Drehversuche nicht eindeutig sind und nicht immer in demselben Sinne ausfallen. Der Einfluß der Drehung auf die Labyrinthe ist genau derselbe, wenn wir das Versuchstier in aufrechter Körperhaltung mit dem Gesicht nach innen zum Experimentator oder mit dem Gesicht nach außen drehen; doch tritt, wie oben beschrieben, im ersten Falle eine ganz andere Reaktion auf als im zweiten. Ebensowenig konnte GRAHE[3]), dem es in der letzten Zeit bei Kaninchen gelang, eindeutige Reaktionsbewegungen der Extremitäten bei thermischer Reizung der Labyrinthe nachzuweisen, konstante Ergebnisse bei seinen Drehversuchen erzielen[4]).

Bei labyrinthlosen Tieren.

Nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation sind die oben beschriebenen Reflexe auch bei vernähten Augenlidern nicht mehr auszulösen.

[1]) MAGNUS, R.: Körperstellung und Labyrinthreflexe beim Affen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 193, S. 396. 1922.

[2]) GRAHE, K.: Bogengangsreflexe auf die Extremitäten beim Kaninchen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 204, S. 421. 1924.

[3]) GRAHE, K.: Bogengangsreflexe auf die Extremitäten bei Kaninchen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 204, S. 421. 1924.

[4]) Nach einer neuerlichen Mitteilung in der Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 10, S. 141. 1924 ist es GRAHE mittels der elektrischen Drehscheibe gelungen, auch eindeutige Extremitätenreaktionen während der Drehung zu erzielen, welche mit den bei thermischer Reizung gefundenen übereinstimmen (s. dort).

Bei Tieren nach einseitiger Labyrinthexstirpation.

Dusser de Barenne konnte am Frosch zeigen, daß die Drehreaktionen auf die Extremitäten nach einseitiger Labyrinthexstirpation asymmetrisch werden.

Nach einseitiger Labyrinthexstirpation sind die Reaktionen bei Affen noch auf beiden Seiten vorhanden, wiewohl sich öfters ein Unterschied zwischen Rechts- und Linksdrehung nachweisen läßt.

Auslösungsstelle im peripheren Labyrinth.

Versuche mit Abschleuderung der Otolithenmembranen sind bis jetzt nur bei Meerschweinchen ausgeführt worden, bei denen es bisher jedoch nicht gelungen ist, Reflexe auf Extremitäten und Becken festzustellen. Nach allem, was oben über die Drehreaktionen auf den Hals und auf die Augen mitgeteilt wurde, und besonders nach den Versuchen von Grahe, ist aber wohl sicher anzunehmen, daß die Drehreaktionen auf die Extremitäten und das Becken Bogengangsreflexe sind. (Siehe die Versuche von Grahe S. 890.)

2. Reaktionen auf Progressivbewegungen.

Bei normalen Tieren.

Die Reflexe, welche auf Progressivbewegungen (Linearbeschleunigung) auftreten, sind erst in der letzten Zeit genauer untersucht und beschrieben worden. Die ersten Mitteilungen stammen von Ach[1]), der angibt, daß Frösche, welche, auf einer Glasplatte sitzend, schnell aufwärts oder abwärts bewegt werden, danach Retraktion des Bulbus und Lidschluß zeigen. Die Reaktion erfolgt auch bei Bewegung nach vorn und hinten, nach rechts und links, und zwar in diesem Falle *nach* dem Aufhören der Bewegung. Graham-Brown[2]) beschrieb bei Fröschen einen Einfluß auf die Lungenatmung, wenn dieselben aufwärts oder abwärts bewegt wurden, und wies später nach[3]), daß, wenn man ein Meerschweinchen vertikal in der Luft hält, und das Tier horizontal schnell nach rechts und links bewegt, die Hinterbeine asymmetrische Reaktionsbewegungen ausführen. Mulder[4]) hat folgende Beobachtung gemacht: Setzt man ein Meerschweinchen in einen Kasten und läßt den Kopf des Tieres nach außen heraussehen, so sieht man auf vertikale Abwärtsbewegung Kopfheben, auf Aufwärtsbewegung Kopfsenken eintreten. Die Latenzzeit dieses Reflexes wurde gemessen (ungefähr 0,1—0,12 Sekunden), der labyrinthäre Ursprung jedoch nicht bewiesen. Zum Schluß beschrieben 1912 Wilson and Pike[5]) den sog. „dropreflex", einen Extensorstoß der Hinterbeine, wenn ein Hund bei den Vorderbeinen oder Schultern aufrechtgehalten und dann plötzlich vertikal nach unten bewegt wird.

Labyrinthreflexe auf Progressivbewegungen, welche sich leicht auslösen lassen, konstant eintreten und nachweislich von den Labyrinthen ausgehen, sind die folgenden[6]):

[1]) Ach, N.: Über die Otolithenfunktion usw. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 86, S. 122. 1901.

[2]) Brown, T. Graham: Die Atembewegungen des Frosches usw. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 130, S. 193. 1909.

[3]) Brown, T. Graham: The intrinsic factors in the active progression etc. Proc. of the roy. soc. of London, Ser. B, Bd. 84, S. 308. 1911.

[4]) Mulder, W.: Quantitatieve betrekking usw. Diss. Utrecht 1908.

[5]) Gordon Wilson, J. u. F. H. Pike: The facts of stimulation and extirpation of the labyrinth of the ear etc. Philosoph. transact. of the roy. soc. of London, Ser. B, Bd. 203, S. 127. 1912.

[6]) de Kleyn, A. und R. Magnus: Labyrinthreflexe auf Progressivbewegungen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 186, S. 39. 1921.

Liftreaktion. Diese Reaktion tritt auf bei einem normal sitzenden Tier, wenn man es schnell auf- oder abwärts bewegt. Wird das Tier nach oben bewegt, so sieht man im Anfang der Bewegung ein starkes Beugen der Vorderbeine und Ventralbeugen des Kopfes, so daß dieser sich der Unterlage nähert. Nach Aufhören der Bewegung werden die Vorderbeine stark tonisch gestreckt, so daß der Vorderkörper und Kopf nach oben gehen; öfters wird auch der Kopf dorsalwärts gebeugt. Manchmal beteiligen sich auch die Hinterbeine mit einer Streckung an dieser Reaktion. Die umgekehrten Bewegungen finden statt, wenn man das Tier von oben nach unten bewegt.

Die Reaktion tritt auch ein, wiewohl schwächer, bei anderen Lagen des Tieres im Raume, wenn der Kopf in dorsoventraler Richtung mit einer gewissen Geschwindigkeit verschoben wird: wenn man den Kopf in occipito-nasaler Richtung verschiebt, erhält man eine sehr viel schwächere Reaktion. Die bei der Liftreaktion auftretenden Kopfbewegungen oder optischen Erregungen sind nicht die Ursache der Tonusänderungen der Extremitäten; bei mit der Hand festgehaltenem Kopf und geschlossenen Augen ist die Liftreaktion unverändert auszulösen.

Zehenspreizen. Wird ein Meerschweinchen in der Hand gehalten, so daß es sich in Hängelage mit dem Kopf nach oben befindet, und wird dann, nachdem durch sanftes Streichen die Zehen beider Hinterpfoten aneinandergelegt sind, eine ganz kleine Bewegung mit der Hand nach unten gemacht, so fahren die Zehen sofort auseinander. Das Spreizen tritt bei Beginn der Bewegung ein und ist bei den allermeisten Tieren nachweisbar; auch bei fixiertem Kopf, also unter Ausschluß von Halsreflexen.

Sprungbereitschaft. Dieser Reflex ist dem sog. „dropreflex" von Wilson and Pike ähnlich. Wird ein Meerschweinchen am Becken in der Luft gehalten, so daß es sich in Hängelage mit Kopf nach unten befindet, und dann vertikal nach unten bewegt, so gehen die Vorderbeine im Schultergelenk nach vorn und werden maximal gestreckt, während bei Kaninchen außerdem die Hinterbeine nach hinten gestoßen werden. Manchmal tritt auch Spreizen der Zehen auf. Dieser Reflex ist außerordentlich empfindlich, tritt bei Beginn der Bewegung auf und muß dazu führen, daß die Tiere beim Sprung nach unten das Gewicht des Körpers mit den Vorderbeinen auffangen. Fixierung des Kopfes und Schließung der Augen heben den Reflex nicht auf.

Wird das Tier in derselben Stellung vertikal nach oben bewegt, so erfolgt die umgekehrte Bewegung der Vorderbeine; dieselben gehen dann im Schultergelenk nach hinten, und die vorderen Extremitäten werden mehr oder weniger gebeugt.

Dieser Reflex hat eine sehr große Bedeutung im täglichen Leben der Tiere. So sieht man z. B., daß labyrinthlose Affen, sogar nach Monaten, nicht imstande sind, diesen fehlenden Reflex mit Hilfe optischer Eindrücke usw. zu ersetzen und beim Springen immer mit einem hörbaren Knall auf den Boden aufschlagen.

Sonstige Reflexe auf Progressivbewegungen, wie Muskelschwirren, der oben beschriebene Reflex von Graham Brown bei Meerschweinchen usw., sind zu empfindlich, nicht deutlich genug oder zu wenig konstant für entscheidende Versuche.

Augenbewegungen auf Progressivbewegungen konnten bis jetzt bei einfacher Betrachtung der Versuchstiere nicht nachgewiesen werden. In der letzten Zeit hat Fleisch[1]) beim Kaninchen mittels Spiegelregistrierung bei Progressiv-

[1]) Fleisch, A.: Das Labyrinth als beschleunigungsempfindendes Organ. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 195, S. 499. 1922.

bewegungen kleine Exkursionen der Augen nachweisen können, welche durch optische Fixation unterdrückt werden. Bei in Bauchlage aufgebundenen Tieren ließ sich, wenn durch Festnähen einer Pelotte auf die Cornea optische Eindrücke ausgeschlossen waren, nachweisen, daß bei geradliniger seitlicher Verschiebung in der Horizontalebene das vorangehende Auge am Anfang der Bewegung nach unten, nach dem Aufhören der Bewegung nach oben abgelenkt wird, während das andere Auge sich gegensinnig bewegt.

Die verschiedenen Reaktionen auf Progressivbewegungen kommen bei Meerschweinchen, Kaninchen, Katzen, Hunden und Affen mehr oder weniger deutlich zur Beobachtung.

Bei labyrinthlosen Tieren.

Die Reaktionen auf Progressivbewegungen bei Fröschen verschwanden nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation (Ach und Graham Brown). Auch der „dropreflex" von Wilson und Pike war bei labyrinthlosen Hunden nicht mehr auszulösen. Ebenfalls fehlen nach doppelseitiger Labyrinthektomie die verschiedenen oben beschriebenen Reflexe auf Lineärbeschleunigungen.

Bei Tieren nach einseitiger Labyrinthexstirpation.

Ach fand, daß nach einseitiger Entfernung der Sacculusotolithen der Lidschluß nach Progressivbewegungen hauptsächlich an der operierten Seite auftrat und zog daraus den Schluß, daß jedes Labyrinth besonders mit der gekreuzten Seite reflektorisch verbunden ist. Graham Brown fand nach einseitiger Labyrinthexstirpation bei Liftbewegung noch einen deutlichen Einfluß auf die Lungenatmung seiner Frösche. Wilson and Pike teilen mit, daß der „dropreflex" nach einseitiger Labyrinthexstirpation nur an der Seite des intakten Labyrinths auftritt. Dagegen zeigen Affen und Meerschweinchen nach einseitiger Labyrinthentfernung Sprungbereitschaft an beiden Seiten. Genaue Untersuchungen über das Verhalten der Reaktionen auf Progressivbewegungen bei Tieren nach einseitiger Labyrinthexstirpation sind jedoch noch nicht gemacht worden.

Auslösungsstelle im peripheren Labyrinth.

Während Ach auf Grund seiner Untersuchungen meinte, daß der von ihm gefundene Lidreflex auf Progressivbewegungen von den Otolithen ausgelöst wurde, gelangte Graham Brown zu der Schlußfolgerung, daß die Bogengänge ebenfalls durch lineäre Beschleunigung erregt werden. Leider können aus den Untersuchungen von Ach und Graham Brown keine entscheidenden Schlüsse gezogen werden, da einerseits nur die Sacculus- und nicht die Utriculus- (und Lagena-?) Otolithen entfernt wurden und andererseits keine anatomische Kontrolle ausgeführt wurde. Auch können keinesfalls die in Versuchen an Fröschen erhobenen Befunde ohne weiteres auf Säugetiere übertragen werden.

Bei Meerschweinchen hat sich nun herausgestellt, daß nach Abschleuderung der Otolithenmembranen die Progressivreaktionen *normal* vorhanden sind. Hieraus geht also hervor, daß diese Reaktionen jedenfalls in den Bogengängen ausgelöst werden.

Für viele war dieser Befund eine Überraschung, da es bekanntlich gemäß der allgemein herrschenden Auffassung, welche auf Mach und Breuer zurückgeht, physikalisch als unmöglich betrachtet wurde, den Bogengangsapparat durch Progressivbewegungen zu erregen. Wenn man einen zirkelförmigen starrwandig geschlossenen Hohlraum, der mit Flüssigkeit gefüllt ist, geradlinig im Raume verschiebt, so können tatsächlich keine Flüssigkeitsströmungen zustande kommen. In Wirklichkeit entsprechen aber die Labyrinthe nicht

diesem einfachen Modell. Der perilymphatische Raum steht durch die Fenestra ovalis et rotunda mit dem Mittelohr in Verbindung, elastische Fenster, welche mehr oder weniger nachgeben können. Der endolymphatische Raum aber ist durch den Ductus endolymphaticus mit dem Saccus endolympahticus in Verbindung, welcher ein mehr oder weniger elastisches Reservoir bildet, das mit dem Innenraum der Bogengänge und des übrigen Labyrinths kommuniziert. Wenn man unter Berücksichtigung dieser Tatsachen ein einfaches Modell konstruiert [Ornstein und Burger[1])], so sieht man bei Progressivbewegungen sowohl im Anfang wie am Ende deutliche Cupulaausschläge auftreten.

Auf eine merkwürdige Erscheinung, welche vor kurzem von Fischer und Wodak[2]) beschrieben wurde, möge hier kurz hingewiesen werden. Wenn man einer normalen aufrechtstehenden Versuchsperson bei verdeckten Augen mittels des Ruttinschen Spülapparates eine gleiche Menge kalten oder warmen Wassers in beide Gehörgänge gleichzeitig einspritzt, also beiderseits die gleiche thermische Beeinflussung ausübt, so wird weder Nystagmus, noch Vorbeizeigen oder sonst eine der bekannten Vestibularisreaktionen ausgelöst. Wohl treten aber eigenartige Empfindungen geradliniger Progressivbewegungen, kombiniert mit Vor- oder Rückwärtsfallen, auf.

Also auch in diesem Falle bei gleicher gleichzeitiger Reizung beider Bogengangsapparate die Empfindung von Progressivbewegungen.

Wiewohl es also feststeht, daß Reflexe auf Progressivbewegungen in den Bogengängen ausgelöst werden, so ist hiermit noch keineswegs gesagt, daß diese Reflexe nicht ihre Auslösungsstelle *auch* in den Otolithen haben können. Experimentell fehlt uns aber bis jetzt eine Methode, um die Bogengänge isoliert auszuschalten und zu prüfen, ob und in welcher Stärke diese Reflexe dann noch vorhanden sind.

Daß es theoretisch sehr gut möglich ist, daß die Reflexe auf Progressivbewegungen sowohl als Bogengangs- wie als Otolithenreflexe zu betrachten sind, welche beide gleichsinnig wirkend, einander verstärken und ergänzen, möge das folgende Beispiel zeigen:

Bei der obengenannten Liftreaktion sitzt das Tier in Normalstellung, wobei die Utriculusotolithen ungefähr horizontal stehen und auf die Unterlage drücken. Wird das Versuchstier nun vertikal nach oben bewegt, so muß im Anfang der Bewegung der Druck der Otolithenmembranen auf die Unterlage zunehmen und infolgedessen, wie wir später zeigen werden, der Tonus der Beugemuskeln der Extremitäten ebenfalls; nach Aufhören der Liftbewegung nach oben wird dagegen durch die Trägheit der Utriculusotolithenmembranen der Druck abnehmen und die Membranen sogar bis zu einem gewissen Grade einen Zug auf das Sinnesepithel ausüben. Hierdurch wird aber der Tonus der Streckmuskeln der Extremitäten vermehrt. Dieses stimmt nun genau mit dem Verhalten des Tieres bei der Liftreaktion überein.

Im Anfang der Bewegung werden die Extremitäten gebeugt und nach Aufhören derselben gestreckt.

Wenn aber Fleisch, nachdem er, wie oben beschrieben, bei Kaninchen geringe Augenreaktion auf Progressivbewegungen nachgewiesen hatte, daraus den Schluß zieht, daß diese Reaktionen *nur* in den Otolithenorganen ausgelöst werden, eben weil aus theoretischen Gründen dergleichen Otolithenreaktionen zu erwarten sind, so ist diese Schlußfolgerung nicht erlaubt. Sehr wünschenswert wäre eine Wiederholung dieser Versuche beim Meerschweinchen vor und nach Abschleuderung der Otolithenmembranen.

---

[1]) de Kleyn, A. und R. Magnus: Labyrinthreflexe auf Progressivbewegungen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 186, S. 58. 1921.

[2]) Fischer, M. H. u. E. Wodak: Unbekannte Vestibulariseffekte bei gleichzeitiger äqualer Doppelspülung. Klin. Wochenschr. Jg. 3, S. 1406. 1924.

B. Reflexe auf thermische und galvanische Reizung.

1. Reflexe nach thermischer Reizung.

Die thermische Labyrinthreizung wurde schon im Jahre 1860 von Brown-Séquard[1]) und 1868 von Schmiedekam[2]) beschrieben. Beide hoben hervor, daß nach Einspritzung von kaltem Wasser in den Gehörgang Schwindel auftritt. Der erste, der, wiewohl unbewußt, die Bogengänge direkt thermisch reizte, war Hitzig[3]). Er brachte beim Kaninchen nach Exstirpation des „Flocculus" (Lobulus petrosus von Bolk) in die Höhle, in die der Flockenstiel hineinragt, einige Fragmente Eis und spritzte vorsichtig kaltes Wasser hinein und sah, daß das Versuchstier sich danach plötzlich aufrichtete, ähnliche wackelnde Bewegungen mit dem Kopf, manchmal auch mit dem Körper wie nach den Drehversuchen, machte, während sich beide Augen unter heftigem Nystagmus in die Winkel der verletzten Seite stellten. Hitzig hielt diese Erscheinungen für eine Folge der Reizung des Cerebellums. Erst Breuer erkannte die richtige Ursache. Später sahen verschiedene Untersucher, Löwenberg[4]), Bornhardt[5]), Spamer[6]) usw., infolge von auf verschiedene Weise applizierter Kälte oder Wärme auf die Bogengänge von Tauben Kopf- und Augenbewegungen auftreten. Spamer weist ausdrücklich darauf hin, daß die Reflexe nur dann auszulösen sind, wenn man mit einer glühenden Nadel die Bogengänge selbst, und nicht, wenn man nur den Knochen neben ihnen berührt. Die Untersuchungen von Baginski[7]), der 1881 unter Druck kaltes und warmes Wasser in die Paukenhöhle von Kaninchen einspritzte, haben die Frage des kalorischen Nystagmus ihrer Lösung nicht nähergebracht, da es sich herausstellte, daß infolge des Druckes die runden Fenstermembranen gesprengt waren und die Flüssigkeiten sogar bis an das Gehirn gelangten. Er führte die Versuche dann auch aus, um zu beweisen, daß die Erscheinungen nach Operationen an den Bogengängen immer auf Hirnläsionen zurückzuführen sind. 1889 hat Breuer[8]) neue Versuche an Tauben gemacht und festgestellt, daß durch Einwirkung von Kälte sowohl als von Wärme auf die intakten Labyrinthknochen ganz bestimmte Kopfbewegungen ausgelöst werden. Er fand, daß thermische Reizung jeder Ampulle eine Kopfbewegung in der Ebene des dazugehörigen Kanals auslöst. Er zog auch schon die Möglichkeit in Betracht, daß diese reflektorischen Bewegungen infolge direkter oder indirekter (via Endolymphströmung) ampullärer Reizung auftreten. Aus den beschriebenen Versuchen geht wohl zur Genüge hervor, daß die Bogengänge sowohl durch Kälte als durch Wärme gereizt werden können und daß dadurch ähnliche Erscheinungen ausgelöst werden, wie bei den ursprünglichen Experimenten von

[1]) Brown-Séquard, C. E.: Course of lectures on the physiology and pathology of the central nervous system. Lecture 12. S. 187. Philadelphia 1860.

[2]) Zitiert nach Bárány: Hensen u. Schmiedekam: Arb. d. Kieler physiol. Inst. 1868, S. 48 u. 49.

[3]) Hitzig, E.: Physiologische und klinische Betrachtungen usw. Gesammelte Abhandlungen, Teil I: Untersuchungen über das Gehirn, S. 389. Berlin 1904.

[4]) Löwenberg: Über die nach Durchschneidung der Bogengänge usw. Arch. f. Augen- u. Ohrenkrankh. Bd. 3, S. 1. 1873.

[5]) Bornhardt, A.: Experimentelle Beiträge zur Physiologie usw. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 12, S. 471. 1876.

[6]) Spamer, C.: Experimenteller und kritischer Beitrag usw. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 21, S. 479. 1880. S. auch ebenda Bd. 25, S. 177. 1881.

[7]) Baginski, S.: Die Funktion der Bogengänge des Ohrlabyrinthes. Biol. Zentralbl. Bd. 1, S. 442. 1881/82.

[8]) Breuer, J.: Neue Versuche an den Ohrbogengängen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 44, S. 135. 1889.

Flourens. Bárány[1]) hat das große Verdienst, eine Methode zu thermischer Reizung des Labyrinthes angegeben zu haben, welche es zum erstenmal ermöglichte, jedes Labyrinth einzeln ohne jeden operativen Eingriff auf seine Reizbarkeit zu untersuchen, was mittels Drehung nicht gelingt, weil dann immer beide Labyrinthe zugleich gereizt werden, und ebensowenig gelingt mittels galvanischer Reizung, wie sich später herausstellen wird.

Er sah bei Menschen nach Ausspülung eines Gehörganges horizontal-rotatorischen Nystagmus der beiden Augen auftreten, und zwar wenn das Wasser wärmer war als die Körpertemperatur, Nystagmus mit der schnellen Komponente nach der gereizten Seite, und wenn das Wasser kälter war als die Körpertemperatur, nach der ungereizten Seite. Er hat die Hypothese aufgestellt, daß durch eine lokale Abkühlung eines Bogenganges die Endolymphe an der betreffenden Stelle ebenfalls abgekühlt wird und infolgedessen nach dem am tiefsten gelegenen Teil des Bogenganges sinkt. Die umgekehrte Bewegung findet bei Erwärmung statt. Die auf diese Weise entstandene Endolymphströmung verursacht die Ampullenreizung und als deren Folge die Augenbewegungen. Bárány ging bei der Aufstellung dieser Theorie davon aus, daß bei ein und derselben Lage des Kopfes Reizung mit warmem und kaltem Wasser einen entgegengesetzten Nystagmus hervorruft und daß bei konstanter Reizung eines Labyrinths mit warmem oder kaltem Wasser die Richtung des Augennystagmus sich ändert durch Veränderung der Lage des Kopfes, und zwar derartig, daß die Änderung abhängig ist vom Höher- oder Tieferstehen des abgekühlten Teiles des Bogenganges in bezug auf die zugehörige Ampulle.

Diese von Bárány bei Menschen festgestellte Gesetzmäßigkeit des thermischen Nystagmus wurde zuerst experimentell von Kubo[2]) bei Kaninchen im großen und ganzen bestätigt. Spätere Untersuchungen haben gezeigt, daß bei allen bis jetzt untersuchten Säugetieren ein, was seine Richtung anbelangt, von der Kopflage abhängiger thermischer Nystagmus auszulösen ist.

Nur betreffs der Entstehungsursache des thermischen Nystagmus sind gerade in der letzten Zeit viele Einwände gegen die Bárányschе Auffassung erhoben worden.

a) Maupetit, Bartels und Ewald[3]) vertreten die Ansicht, daß infolge der Kaltwasserausspülung eine Hemmung und infolge der Warmwassereinspritzung eine Reizung des ganzen peripheren Labyrinths auftritt. Der Kaltwassernystagmus wäre also dem Nystagmus nach einseitiger Labyrinthexstirpation ungefähr gleichzustellen. Aus den klinischen Befunden und genauen experimentellen Untersuchungen[4]) geht aber wohl sicherlich hervor, daß der Kaltwassernystagmus und der Nystagmus nach einseitiger Labyrinthexstirpation voneinander ganz verschieden sind. Ebenfalls hat sich experimentell zeigen lassen, daß beim Kaninchen beim Entstehen des Kaltwassernystagmus die Abkühlung der horizontalen Bogengänge die entscheidende Rolle spielt[5]): in einer Untersuchungsreihe, wobei bei jedem Tier die Richtung des Kaltwassernystagmus in mehr

[1]) Bárány, R.: Untersuchungen über den vom Vestibularapparat des Ohres reflektorisch ausgelösten rhythmischen Nystagmus und seine Begleiterscheinungen. (Ein Beitrag zur Physiologie und Pathologie des Bogengangsapparates.) Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 40, S. 229. 1906.

[2]) Kubo, J.: Über die vom N. acusticus ausgelösten Augenbewegungen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 114, S. 143. 1906.

[3]) Ewald, R. u. R. Wollenberg: Der Schwindel. Spezielle Pathologie und Therapie, herausgeg. von weil. H. Nothnagel, S. 23. Wien u. Leipzig: Hölder 1911.

[4]) de Kleyn, A. u. W. Storm van Leeuwen: Über vestibuläre Augenreflexe I usw. v. Graefes Arch. f. Ophth. Bd. 94, S. 316. 1917.

[5]) de Kleyn, A. u. W. Storm van Leeuwen: Über vestibuläre Augenreflexe III usw. v. Graefes Arch. f. Ophth. Bd. 107, S. 109. 1922.

als hundert verschiedenen Lagen des Kopfes im Raume untersucht wurde, hat sich in bezug auf den horizontalen Bogengang herausgestellt, daß gerade und nur in denjenigen Lagen, in denen der Bogengang und die dazugehörige Ampulle in gleicher Höhe stehen, eine geringfügige Änderung der Lage nach beiden Richtungen sofort eine sehr starke Änderung und Umschlag in der Richtung des Nystagmus hervorruft.

b) Ein anderer Einwand gegen die Báránysche Theorie ist von Borries [1]) erhoben worden, der auf Grund seiner experimentellen Befunde meint, daß die Maculae als Auslösungsstellen des thermischen Nystagmus betrachtet werden müssen. Er hatte nämlich gesehen, daß bei Tauben nach Fortnahme der Bogengänge ein normaler thermischer Nystagmus auszulösen war. Abgesehen davon, daß Thornval[2]) diese Resultate nicht bestätigen konnte und Grahe[3]) angibt, daß er bei Tauben schon unter normalen Verhältnissen ohne Labyrinthoperation keine eindeutigen Resultate bekommen konnte, so können doch jedenfalls Befunde an Tauben nicht ohne weiteres auf Säugetiere übertragen werden. Im Gegenteil sprechen verschiedene experimentelle Untersuchungen dafür, daß bei Säugetieren der thermische Nystagmus seine Auslösungsstelle höchstwahrscheinlich in den Bogengängen und nicht in den Otolithenapparaten hat [4]): erstens die Tatsache, daß beim Kaninchen, wie oben beschrieben, die Lage des horizontalen Bogenganges im Raume ausschlaggebend ist für die Richtung des thermischen Nystagmus, zweitens daß bei doppelseitiger, gleichzeitig vorgenommener Ausspülung der Gehörgänge mit kaltem Wasser die kompensatorischen Augenstellungen, welche wohl sicher von den Otolithen ausgehen, sich absolut nicht ändern, und drittens daß beim Meerschweinchen nach Abschleuderung der Otolithenmembranen der thermische Nystagmus sich in nichts von dem bei normalen Tieren unterscheidet und bei Änderung der Lage des Kopfes im Raume seine Richtung in ganz typischer Weise ändert.

Die Frage, ob überhaupt bei Säugetieren von den Otolithenapparaten aus ein Nystagmus ausgelöst werden kann, ist noch nicht gelöst. Experimentell wissen wir nur, daß, wenn man durch einseitige Einspritzung von Cocain ins Mittelohr von Meerschweinchen das eine periphere Labyrinth schrittweise lähmt (s. S. 1014. Abschnitt: Theorie über die Funktion der Bogengangs- und Otolithenapparate bei Säugern), in dem Moment, wenn die Otolithen gelähmt sind, kein Nystagmus auftritt[5]). Dieser zeigt sich erst, wenn das Cocain weiter diffundiert und auch der Bogengangsapparat an dieser Seite ausgeschaltet wird.

Für die Auffassung, daß der Nystagmus auch im Otolithenapparat eine Auslösungsstelle haben kann, werden hauptsächlich zwei Momente ins Feld geführt.

Erstens haben Bárány und Rothfeld[6]) gezeigt, daß bei Alkoholvergiftung von Kaninchen nur bei Seitenlage des Versuchstieres ein Nystagmus auftritt.

[1]) Borries, G. V.: Experimental Studies etc. Acta oto-laryngol. Bd. 2, S. 398. 1920/21.

[2]) Thornval, A.: Experimentelle Untersuchung usw. Sitzungsber. d. dän. otol. Ges. 17. Mai 1922. Vgl. Acta oto-laryngol. 1922, Bd. 5. S. 263.

[3]) Grahe, K.: Otologische Diagnostik. Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. u. Rhino-Laryngol. Bd. 21. S. 107. 1923.

[4]) de Kleyn, A. u. R. Lund: Über vestibuläre Augenreflexe. Acta oto-laryngol. Bd. 6, S. 92. 1924.

[5]) Magnus, R. u. A. de Kleyn: A contribution concerning the function of the vestibular apparatus. Proc. of koninkl. acad. v. wetensch. Amsterdam Bd. 27, S. 201. 1924. S. auch Magnus, R.: Körperstellung, S. 534 f. Berlin: Julius Springer. 1924.

[6]) Bárány, R. u. J. Rothfeld: Dtsch. Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. 50. 1913. S. auch Rothfeld, J.: Über den Einfluß akuter und chronischer Alkoholvergiftung usw. Arb. a. d. neurol. Inst. d. Wiener Univ. Bd. 20, S. 89. 1913.

Ohne weitere Analyse sind dergleichen Versuche aber nicht beweisend. Der Alkohol kann sehr gut solch einen Einfluß auf das Zentralnervensystem ausüben, daß dieses letztere auf normale labyrinthäre Reize von den Otolithenapparaten aus abnorm mit Nystagmus reagiert.

Dasselbe gilt für die sog. Otolithenerkrankungen bei Menschen, welche gerade in den letzten Jahren so viel beschrieben worden sind. Meistens handelt es sich dabei um ganz komplizierte Krankheitsbilder, von denen bis jetzt noch kein einziger Fall anatomisch untersucht werden konnte.

c) Kobrak[1]) hat darauf hingewiesen, daß es bei Menschen meistens gelingt, mit 5 ccm Wasser von 27° oder noch niedrigeren Schwellenwerten einen Kaltwassernystagmus auszulösen, während Aage Plum[2]) feststellen konnte, daß der Unterschied zwischen den Temperaturen des Wassers, welcher Kalt- und Warmwassernystagmus hervorruft, unter Umständen bei normalen Menschen nicht mehr als 1° beträgt. Ob bei diesen geringen Schwellenwerten wirklich eine Abkühlung oder Erwärmung der Endolymphe auftreten kann, muß noch experimentell festgestellt werden. Daß es durch Ausspritzung des Gehörhangs mit Wasser von 4—9° wirklich gelingt, die Wand des Mittelohres über dem Labyrinth sehr *stark* abzukühlen[3]), geht daraus hervor, daß bei Katzen, bei denen die Sympathicusbahnen zum Auge durch das Mittelohr verlaufen, beim Ausspritzen des Gehörganges mit kaltem Wasser eine Sympathicuslähmung am Auge auftritt, die sich vor allem im Vortreten der Nickhaut äußert. Die Experimente von Maier und Lion[4]) an Tauben und capillären Glasröhren weisen darauf hin, daß sogar unter den Umständen, wie sie oben beschrieben sind (Kobrak und Aage Plum), eine Abkühlung resp. Erwärmung der Bogengänge nicht ausgeschlossen scheint.

Quantitative thermo-elektrische Untersuchungen von Schmaltz und Völger[5]) bei Patienten mit Antrotomie und am normalen Menschen, einschlägige Untersuchungen am Menschenschädel von Meurman[6]) und Frenzel[7]) weisen in dieselbe Richtung.

d) Die Frage, ob bei der thermischen Reizung auch vasomotorische Einflüsse eine Rolle spielen [Maupetit, Kobrak, Griessmann[8])], ist noch nicht experimentell gelöst. Kubo stellte fest, daß nach Durchschneidung der Halssympathici oder Exstirpation der Ganglia cerviculia superius et inferius keine Änderung des Kalt- oder Warmwassernystagmus auftritt. Grahe[9]) fand bei Menschen mit Trommelfellperforation, daß Einspritzung von Adrenalin $^1/_{1000}$ von Körpertemperatur in das Mittelohr keinen Nystagmus zur Folge hatte. Fischer hat in der D. Otologenversammlung, 1921, mitgeteilt, daß er nach Durchschneidung oder Reizung eines Halssympathicus keine einzige Augen-

[1]) Kobrak, F.: Zur Frage einer exakten Meßbarkeit usw. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 105, S. 132. 1920.

[2]) Plum, A.: Methode zur quantitativen Messung usw. Passows Beitr. Bd. 18, S. 342. 1922.

[3]) de Kleyn, A. u. R. Magnus: Sympathicuslähmung durch Abkühlung des Mittelohres usw. v. Graefes Arch. f. Ophth. Bd. 96, S. 368. 1918.

[4]) Maier, M. u. H. Lion: Experimenteller Nachweis usw. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 187, S. 47. 1921.

[5]) Schmaltz, G. u. G. Völger: Über die Temperaturbewegung im Felsenbein. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 204, S. 708. 1924.

[6]) Meurman, Y.: Experimental investigations on conduction of warmth. etc. Acta oto-laryngol. Bd. 6, S. 555. 1924.

[7]) Frenzel: Diskussionsbemerkung. Siehe Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. (Kongreßbericht) Bd. 10, S. 173. 1924.

[8]) Griessmann, B.: Zur kalorischen Erregung des Ohrlabyrinthes. Vorläufige Mitt. Münch. med. Wochenschr. 1921, S. 1648; Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 19, S. 336. 1922.

[9]) Grahe, K.: Weitere Mitteilungen usw. Passows Beitr. Bd. 17, S. 251. 1921.

bewegung wahrgenommen hat. Ebenso negativ verläuft ein derartiger Versuch, wenn man vorher beide Gehörgänge mit Wasser von gleicher Temperatur ausspritzt, wodurch eine gewisse Labilität im Augengleichgewicht hervorgerufen wird.

c) Verschiedentlich wurde mitgeteilt, daß Nystagmus durch thermische Reizung auch ohne Labyrinthbeteiligung vorkommen kann [Struycken-Quix[1]), Lund[2]), Grahe[3])]. In allen drei Fällen handelte es sich um Patienten mit einseitig zerstörtem Labyrinth (in dem Falle Struycken-Quix auch anatomisch nachgewiesen), bei welchen beim Einspritzen von kaltem Wasser in den Gehörgang des labyrinthlosen Ohres doch Nystagmus auftrat. In keinem Falle wurde aber gezeigt, daß es sich wirklich um einen normalen thermischen Nystagmus handelte. Struycken-Quix und Grahe untersuchten die Patienten nur bei normaler Kopfstellung, während Lund ausdrücklich hervorhebt, daß bei Änderung der Kopfstellung kein Umschlag des Nystagmus auftrat.

Durch den Labyrinthausfall an einer Seite war in allen Fällen eine Nystagmusbereitschaft für einen Nystagmus mit der schnellen Komponente nach dem intakten Ohr vorhanden, welcher Nystagmus auch zu erwarten ist, wenn man bei normaler Kopfstellung den Gehörgang der anderen Seite ausspritzt. Es ist nun bekannt, daß, nachdem bei Tieren mit einseitiger Labyrinthexstirpation der spontane Nystagmus verschwunden ist, derselbe bei Unruhe des Tieres oder bei sensibelen Reizen sehr oft wieder auftritt. Die sensibele Reizung des Gehörganges bei der Untersuchung ist vielleicht die Ursache, daß in den obenerwähnten Fällen scheinbar ein thermischer Nystagmus auftrat, während in Wirklichkeit nur der latente Nystagmus manifest wurde.

Wenn bei doppelseitiger gleichzeitiger Ausspritzung des Gehörganges mit Wasser von gleicher Temperatur kein Nystagmus auftritt, d. h. wenn die beiden Labyrinthe gleich stark in gleichem Sinne gereizt werden, so sind bei Registrierung der Bewegungen der isolierten Augenmuskeln keine Bewegungen zu sehen, es muß die gegenseitige Aufhebung dieser Augenreflexe zentral geschehen[4]). Daß jedoch auch unter diesen Umständen Reflexe auftreten, haben die schon S. 885 erwähnten Untersuchungen von Fischer und Wodak gezeigt. Bei Menschen fanden sie bei doppelseitiger thermischer Reizung bei fehlendem Nystagmus eine Propulsion des Körpers und gleichzeitig Empfindungen geradliniger Progressivbewegungen. Die Richtung der Propulsion war abhängig von der Kopfstellung und von der Temperatur des Wassers (bei Kalt- und Warmspülung umgekehrt). Wichtig bei diesen Versuchen war auch, daß bei horizontal gestellten horizontalen Bogengängen kein Fallen nachweisbar war. Ein neuer Hinweis darauf, daß auch bei Menschen die horizontalen Bogengänge beim Zustandekommen der thermischen Reflexe eine entscheidende Rolle spielen. Einen deutlichen Einfluß der thermischen Labyrinthreizung auf den Tonus der Extremitäten konnte Grahe[5]) nachweisen. Aus seinen Versuchen zieht er den Schluß, daß bei ampullopetaler Strömung im horizontalen Bogengang die gleich-

[1]) Struycken, H. J. L. u. F. H. Quix: Een geval van abces etc. Verslag. Ned. keelneus-oorheelk. Ver., Sitzung 14. Mai 1922, S. 9.

[2]) Lund, R.: Positive kalorische Reaktion trotz früherer Labyrinthektomie. Verhandl. d. dän. oto-laryngol. Ges., Sitzung 2. Dez. 1922. Referat in Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. usw. Bd. 22, S. 258. 1924.

[3]) Grahe, K.: Otologische Diagnostik. Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. usw. Bd. 21, S. 114. 1923.

[4]) Unveröffentlichte Versuche von de Kleyn und Versteegh.

[5]) Grahe, K.: Bogengangsreflexe beim Kaninchen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 204, S. 421. 1924.

seitige Extremität gestreckt und abduziert, die gegenseitige gebeugt und adduziert wird. Ampullofugale Strömung hat einen umgekehrten Einfluß; nach Labyrinthexstirpation sind diese Reaktionsbewegungen nicht mehr nachweisbar.

2. Reflexe nach galvanischer Reizung.

Während Purkinje schon 1827 die subjektiven Schwindelerscheinungen, welche bei Durchleitung eines galvanischen Stromes durch beide Ohren auftreten, geschildert hatte, beschrieb Hitzig 1871 die bei Menschen und Tieren auftretenden objektiven Erscheinungen. Er hat bei Kaninchen die folgenden Tatsachen festgestellt: Bei schwachem Strom fällt das Tier bei der Stromschließung nach der Anode und bei starkem Strom tritt ein Wälzen des Tieres um seine Längsachse ebenfalls nach der Anode auf; bei Stromöffnung haben dieselben Bewegungen die umgekehrte Richtung. Außerdem wird bei Stromschluß ein Augennystagmus mit der schnellen Komponente nach der Kathode, bei Stromöffnung ein Nystagmus mit der schnellen Komponente nach der Anode ausgelöst.

Bei Blinden sah Hitzig[1]) dieselben Erscheinungen auftreten. Als Auslösungsstelle dieser Reaktionen betrachtete er das Gehirn. Faradische Reizung hatten die obengenannten Reflexe nicht zur Folge. Breuer[2]) war der erste, der auf den labyrinthären Ursprung auch dieser Reflexe hingewiesen hat. Besonders betonte er dabei, daß schon aus den Versuchen von Hitzig hervorgeht, daß der galvanische Schwindel am leichtesten entsteht, wenn der Strom von einer Fossa mastoidea zur anderen geht, etwas weniger leicht, wenn nur die eine Elektrode sich in der Fossa mastoidea und die andere sich an einem indifferenten Ort befindet und noch schwerer bei transversaler Galvanisierung durch den Vorderkopf. Auch beschrieb er schon Versuche, wobei die Bogengänge von Tauben direkt galvanisch gereizt wurden. Die darauffolgenden Mitteilungen von Berthold[3]), v. Cyon, Spamer usw. führten zu keiner näheren Einsicht in die oben beschriebenen Erscheinungen. Faradische Reizungen werden für die Bogengänge von Spamer, für den Nervus octavus von Högyes mitgeteilt.

Der direkte Beweis, daß die Reflexe nach galvanischer Reizung nicht vom Kleinhirn abhängig, sondern labyrinthären Ursprungs sind, wurde 1889 von Breuer (zitiert S. 886) erbracht. Er legte zu diesem Zwecke bei Tauben am Bauch eine breite Plattenelektrode an und benutzte als andere Elektrode zwei ganz gleiche Nadeln mit ganz gleichen leitenden Drähten versehen, von denen er die eine ins Kleinhirn einstach und die andere am Bogengangsapparat befestigte. Indem er nun die Nadeln abwechselnd durch Eintauchen der Enden ihrer Zuleitungsstätten in einen mit der Batterie verbundenen Quecksilbernapf in Elektroden verwandelte, ließ er den Strom bald durch das Kleinhirn, bald durch die Bogengänge eintreten. Bei Benutzung des Rheostaten sah er nun immer, daß Ströme, welche am Bogengangsapparat noch die deutlichste Reaktion gaben, am Kleinhirn vollständig wirkungslos waren. Außerdem sah er bei isolierter galvanischer Reizung der einzelnen Bogengänge, daß durch schwache Ströme die obengenannten, von Hitzig beschriebenen Reflexe auftraten (von Breuer diffuse Reaktionen genannt), während durch starke Ströme Kopfbewegungen in der Fläche der gereizten Bogengänge ausgelöst wurden. Diese diffusen Reaktionen gaben in den letzten Jahrzehnten Veranlassung zu einer großen Reihe von experimentellen Unter-

[1]) Hitzig, E.: Physiologische und klinische Betrachtungen usw. Gesammelte Abhandlungen. Teil I. Untersuchungen über das Gehirn. S. 388. Berlin 1904.

[2]) Breuer, J.: Med. Jahrb. 1874, H. 1; und 1875, H. 1.

[3]) Berthold, E.: Über die Funktion der Bogengänge des Ohrlabyrinthes. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 9, S. 77. 1875.

suchungen, ohne daß die Kenntnis der dabei sich abspielenden Vorgänge wesentlich erweitert wurde.

Die Versuche mit stärkeren Strömen, wobei die beiden Elektroden an einen und denselben Bogengang angelegt wurden und wobei von Breuer Kopfbewegungen in der Fläche des gereizten Bogenganges beobachtet wurden, erfordern die Beherrschung einer so subtilen Technik, daß es späteren Untersuchern, unter ihnen sogar Ewald[1]), nicht gelungen ist, dieselben Ergebnisse zu bekommen.

Im Jahre 1903 wiederholte dann Breuer (zitiert S. 875) seine Versuche und beschrieb ausführlich seine von der anderer Forscher etwas abweichende Technik. Über die Auslösungsstelle der diffusen Reaktion gehen die Meinungen noch sehr auseinander. Während Strehl[2]) (bei Tauben) auf Grund der positiven Reaktion bei starker Degeneration der Nn. octavi annimmt, daß das Gehirn bei der galvanischen Reizung eine große Rolle spielt, sind die meisten Forscher [Marx[3]) bei Meerschweinchen, Uffenorde[4]) bei Affen usw.] — weil die galvanischen Reaktionen nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation noch unverändert auftreten — der Meinung, daß als Auslösungsstelle der N. octavus selbst in Betracht kommt.

Wieder andere [Ewald, Jensen[5]) usw.] ziehen aus ihren Versuchen den Schluß, daß diese sog. „Stammreaktion" von Ewald nur eine sehr untergeordnete Rolle spielt, und daß die Auslösungsstelle der galvanischen Reflexe hauptsächlich im Labyrinth gesucht werden müsse. Unter den Anhängern der Theorie von der labyrinthären Genese sind die Meinungen insofern noch geteilt, als einige mit Breuer die Otolithen als Auslösungsstelle betrachten und andere, wie Brünings[6]), an Reizung der Bogengangscristae durch Kataphorese usw. denken. Alle diese Auffassungen beruhen auf Hypothesen und, wie Blau[7]) am Schluß seiner Arbeit in bezug auf seine eigenen Versuche bemerkt: die vorliegenden Experimente besagen zur Aufhellung der gestellten Fragen nur sehr wenig.

Kubo hat gezeigt, daß im Gegensatz zum kalorischen Nystagmus der galvanische Augennystagmus unabhängig von der Kopfstellung ist, während die reziproke Innervation des galvanischen Nystagmus von Bartels und Shin-izi-Ziba festgestellt wurde.

C. Reflexe der Lage (Otolithenreflexe).

Um Reflexe als Otolithenreflexe bezeichnen zu können, müssen dieselben den folgenden Bedingungen entsprechen: Nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation müssen sie verschwunden sein, ebenso nach Abschleuderung der Otolithenmembranen. Diese von den Labyrinthen ausgehenden Reflexe der Lage sind dadurch gekennzeichnet, daß sie nicht durch *Bewegungen*, sondern durch

[1]) Ewald, J. R.: Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden 1892. Siehe für die ganze Literatur der Labyrinthuntersuchungen von Ewald und seinen Schülern: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 193, S. 123. 1921.

[2]) Strehl, H.: Beiträge zur Physiologie des inneren Ohres. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 61, S. 205. 1895.

[3]) Marx: Über galvanischen Nystagmus. Verhandl. d. dtsch. otol. Ges. 1911, S. 185.

[4]) Uffenorde, W.: Experimentelle Prüfung usw. Passows Beitr. Bd. 5, S. 332. 1912.

[5]) Jensen, P.: Über den galvanischen Schwindel. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 64, S. 182. 1896.

[6]) Brünings: Über neue Gesichtspunkte in der Diagnostik des Bogengangsapparates. Verhandl. d. dtsch. otol. Ges., Dresden 1910, S. 192.

[7]) Blau, A.: Experimentelle Untersuchungen über den galvanischen Nystagmus. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 78, S. 40. 1919.

eine bestimmte *Lage* der Labyrinthe zur Horizontalebene ausgelöst werden. In Übereinstimmung hiermit hat es sich herausgestellt, daß sämtliche bisher bekannten Otolithenreflexe tonisch sind, d. h. daß dieselben so lange andauern, als der Kopf in einer und derselben Stellung im Raume gelassen wird. Da sie nach vollständiger Großhirnexstirpation unverändert zustande kommen, müssen wir wohl annehmen, daß sie von bewußten Empfindungen der Tiere unabhängig sind. Es sind also einfache Reflexe, welche objektiv studiert werden können, was den großen Vorteil hat, daß jeder Untersucher imstande ist, die Resultate zu kontrollieren.

1. Tonische Reflexe auf die Körpermuskulatur (Haltungsreflexe).

Die Haltungsreflexe lassen sich am besten am decerebrierten Tiere studieren, wiewohl bei Kaninchen und Meerschweinchen in den meisten Fällen die Reflexe auch bei Anwesenheit des Großhirns nachweisbar sind. Werden bei einem Versuchstier die Großhirnhemisphären entfernt (Thalamustier), dann ist das Tier imstande, sowohl in Ruhe wie in Bewegung seine Normalstellung beizubehalten, die Tonusverteilung in den Körpermuskeln ist ganz normal. Wird aber der Hirnstamm zwischen vorderen und hinteren Vierhügeln durchschnitten (decerebriertes Tier), so entsteht ein ganz anderer Zustand. Das Tier zeigt dann die sog. Sherringtonsche[1]) Enthirnungsstarre, bei welcher die Stehmuskeln: die Strecker der Extremitäten, die Heber von Kopf und Schwanz, die Strecker des Rückens und die Schließer des Unterkiefers sich in einem abnormen Tonus befinden. Ein solches Tier steht, wenn man es gerade hinstellt, in maximaler Streckstellung auf seinen 4 Beinen, es fällt aber um, wenn man ihm einen Stoß gibt, und hat dann nicht mehr das Vermögen, sich aufzurichten. Bei solch einem decerebrierten Tiere kann man nun die Spannungsverteilung in der gesamten Körpermuskulatur und damit die Haltung, welche der Tierkörper annimmt, in gesetzmäßiger Weise dadurch beherrschen, daß man die Kopfstellung ändert.

a) Tonische Labyrinthreflexe auf die Extremitätenmuskeln[2]).

Bei normalen Tieren.

Da die Spannungsverteilung in der Extremitätenmuskulatur u. a. durch das Zusammenwirken von tonischen Labyrinth- und Halsreflexen zustande kommt, ist es für die isolierte Untersuchung der Labyrinthreflexe nötig, die tonischen Halsreflexe auf die Gliedermuskeln auszuschalten. Dieses geschieht am sichersten durch Eingipsen des Kopfes, Halses und Rumpfes des Tieres, so daß nur die Beine aus dem Gipsverband herausstehen. Bei Katzen gelingt es auch, durch Durchschneidung der drei ersten cervicalen Hinterwurzelpaare die tonischen Halsreflexe auszuschalten (bei Kaninchen ist diese Operation wegen der dabei auftretenden Blutung viel schwieriger). Zu Demonstrationszwecken genügt es, bei den Versuchen den Kopf und Körper gut zu fixieren und dafür zu sorgen, daß während des Versuches die Stellung des Kopfes in bezug auf den Rumpf sich nicht ändert.

Es hat sich nun herausgestellt, daß der Muskeltonus in allen vier Extremitäten durch die tonischen Labyrinthreflexe stets im gleichen Sinne geändert wird und daß es nur eine Lage des Kopfes im Raume gibt, bei welcher der Tonus

[1]) Sherrington, C. S.: The integrative action of the nervous system. London 1906.

[2]) Magnus, R. u. A. de Kleyn: Die Abhängigkeit des Tonus der Extremitätenmuskeln usw. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 145, S. 455. 1912. — Weiland, W.: Hals- und Labyrinthreflexe beim Kaninchen usw. Ebenda Bd. 147, S. 1. 1912. — Magnus, R.: Körperstellung und Labyrinthreflexe beim Affen. Ebenda Bd. 193, S. 396. 1922.

der Streckmuskeln maximal, und nur eine Lage, wobei derselbe minimal ist. In allen übrigen Lagen des Kopfes nimmt der Tonus der Streckmuskeln Zwischenwerte an. Die Maximumstellung ist bei allen Tierarten ungefähr die Rückenlage des Kopfes, der Unterkiefer oben und die Schnauze 45° gegen die Horizontale gehoben, während die Minimumstellung erreicht wird, wenn der Kopf um 180° um die Frontalachse gedreht wird. In Übereinstimmung mit den individuellen Variationen in der Lage der Otolithenapparate bei verschiedenen Tieren und Tiergattungen kommen Abweichungen von dieser Regel bis zu 45° vor.

Der Tonus der Streckmuskeln bleibt unverändert, wenn sich die Neigung des Kopfes gegen die Horizontalebene nicht ändert. Durchtrennung der zu den Extremitäten gehörigen Hinterwurzeln sowie der zugehörigen sympathischen Ganglien (Dusser de Barenne) hebt die Reflexe nicht auf. Die Latenzzeiten dieser Reflexe schwanken zwischen ziemlich weiten Grenzen ($^1/_3$—23 Sekunden). Schulter- und Ellbogengelenk, Hüft- und Kniegelenk werden am stärksten durch die tonischen Labyrinthreflexe beeinflußt, während die Fußgelenke sich nur wenig daran beteiligen. Es ließ sich zeigen, daß sich die Beugemuskeln gerade umgekehrt wie die Streckmuskeln verhalten und daß z. B. bei Rückenlage mit maximalem Strecktonus der Beugetonus minimal ist und umgekehrt. Während aber bei normalen enthirnten Tieren mit maximaler Streckstarre der Gliedermuskeln überwiegend die Streckmuskeln sich an den tonischen Labyrinthreflexen beteiligen und die Beugemuskeln entweder vollkommen schlaff bleiben oder nur geringe reziproke Tonusänderungen zeigen, sind bei einzelnen Versuchen [Beritoff[1])] und besonders nach Pikrotoxinvergiftung [Jonkhoff[2])] gerade die Beugemuskeln der Extremitäten am stärksten tonisiert, und daher eignen sich solche Versuche am besten zum Studium des Einflusses tonischer Labyrinthreflexe auf den Tonus der Beugemuskeln.

Nach einseitiger Labyrinthexstirpation.

Wenn man nach einseitiger Labyrinthexstirpation so lange wartet, bis der Gliedertonus auf beiden Seiten (nach Geradesetzen des Kopfes, also Korrektion der Kopfdrehung) wieder gleich geworden ist, so ergibt sich, daß das übriggebliebene Labyrinth die tonischen Labyrinthreflexe auf die Muskeln der *rechten* und *linken* Gliedmaßen in unveränderter Weise auslöst. Die Lage der Maximum- und Minimumstellung für die Reflexe ist dieselbe geblieben. Man muß also annehmen, daß jedes Labyrinth mit den Zentren für die Extremitätenmuskeln auf beiden Körperseiten in funktioneller Verbindung steht.

Macht man den Versuch kurze Zeit nach der einseitigen Labyrinthexstirpation, so haben die Extremitätenmuskeln an der operierten Seite auch bei geradegesetztem Kopfe weniger Tonus als an der gesunden Seite. Die Ursache dieser Erscheinung ist noch nicht aufgeklärt. Wenn man aber auch in diesem Stadium die tonischen Labyrinthreflexe auf die Extremitäten untersucht, so stellt sich heraus, daß der Einfluß dieser Reflexe auf die Extremitätenmuskeln beider Seiten ganz gleich ist. Man findet also bei den verschiedenen Stellungen des Kopfes im Raume immer denselben Tonusunterschied zugunsten der nichtoperierten Seite.

[1]) Beritoff, S. J.: On the reciprocal innervation and tonic reflexes usw. Journ. of physiol. Bd. 49, S. 147. 1915. — Beritoff, S. J.: On the mode of origination of labyrinthine and tonic reflexes usw. Quart. journ. of exp. physiol. Bd. 9, S. 199. 1915.

[2]) Jonkhoff, D. J.: Beiträge zur Pharmakologie usw. III. Mitt. Pikrotoxin. Acta oto-laryngol. Bd. 4, S. 265. 1922.

b) Tonische Labyrinthreflexe auf den Hals (und den Rumpf)[1].

Bei normalen Tieren.

Für die tonischen Labyrinthreflexe auf den Tonus der Nackenmuskeln gelten bei normalen Tieren dieselben Regeln wie für den Extremitätentonus. Auch hier findet man das Maximum des Tonus für die Nackenheber, wenn das Tier sich in Rückenlage mit etwas über die Horizontalebene gehobener Mundspalte befindet, d. h. in derjenigen Stellung des Kopfes im Raume, bei welcher von den Labyrinthen aus der Tonus der Gliederstrecker am größten ist. Zu gleicher Zeit erreicht der Tonus der Nackenbeuger in dieser Stellung sein Minimum. Der Tonus der Nackenheber ist minimal bei einer um 180° hiervon verschiedenen Kopfstellung, bei welcher der Tonus der Gliederstrecker ebenfalls am geringsten ist. Auch hier gilt in bezug auf die Nackenbeuger das Gesetz der reziproken Innervation von Sherrington[2]). Nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation und bei Meerschweinchen nach Abschleuderung der Otolithenmembran fehlen die tonischen Labyrinthreflexe auf den Hals. Wie sich bei der Besprechung der Folgen einseitiger Labyrinthexstirpation zeigen wird, erstreckt sich der Einfluß der Labyrinthe bei Kaninchen und bei der Katze nicht nur auf die Halsmuskeln, sondern auch auf die Rumpfmuskulatur, während ein solcher Einfluß beim Hunde und beim Meerschweinchen bis jetzt nicht nachweisbar war.

Nach einseitiger Labyrinthexstirpation.

Während jedes Labyrinth den Extremitätentonus auf beiden Körperseiten beeinflussen kann, ist der Einfluß der Labyrinthe auf die Nackenmuskulatur ein einseitiger. Infolgedessen sehen wir nach einseitiger Labyrinthexstirpation eine Kopfdrehung nach der Seite des entfernten Labyrinthes auftreten, d. h. nach rechtsseitiger Labyrinthexstirpation eine Kopfdrehung nach rechts und nach linksseitiger Labyrinthexstirpation eine Kopfdrehung nach links. Welche Nackenmuskeln oder besser gesagt Gruppen von Nackenmuskeln hierbei eine Rolle spielen, ist bisher noch nicht erforscht worden. Es ist sehr gut möglich, daß z. B. bei einer Rechtsdrehung des Kopfes nicht nur oder sogar hauptsächlich die Halsmuskeln der rechten Seite in Funktion treten, sondern daß auch die Halsmuskeln der linken Seite zu der Rechtsdrehung des Kopfes mehr oder weniger beitragen. Wenn beide Labyrinthe intakt sind, werden bei verschiedenen Stellungen des Kopfes im Raume die Halsmuskeln beider Seiten (funktionell, nicht anatomisch betrachtet) gleichmäßig beeinflußt; der Tonus der Halsmuskeln wechselt je nach der Kopfstellung, der Kopf bleibt jedoch symmetrisch in bezug auf den Rumpf. Wird ein Labyrinth entfernt, so wird bei den verschiedenen Stellungen des Kopfes im Raume nur eine Muskelgruppe, welche Kopfdrehung nach der einen oder anderen Seite bewerkstelligt, vom intakten Labyrinth aus beeinflußt; es tritt eine Kopfdrehung, „*Grunddrehung*“, auf, deren Stärke jedoch, je nach der Kopf- resp. Labyrinthstellung, verschieden ausgesprochen ist.

Tonische Labyrinthreflexe auf die Rumpfmuskulatur kann man bei Kaninchen und Katzen nachweisen. Nach einseitiger Labyrinthexstirpation bleibt, auch wenn die Halsdrehung rückgängig gemacht wird und auf diese Weise sekundäre Halsreflexe auf die Rumpfmuskulatur ausgeschaltet werden, eine direkte, durch den einseitigen Labyrinthverlust hervorgerufene Drehung des Rumpfes bestehen. Bei Hunden und Meerschweinchen dagegen verschwindet

[1]) Magnus, R. u. A. de Kleyn: Die Abhängigkeit des Tonus der Nackenmuskeln usw. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 147, S. 403. 1912 — Magnus, R. u. A. de Kleyn: Analyse der Folgezustände einseitiger Labyrinthexstirpation usw. Ebenda Bd. 154, S. 178. 1913.

[2]) Sherrington, C. S.: Further experimental note on the correlation of action of antagonistic muscles. Proc. of the roy. soc. of London Bd. 53, S. 407. 1893.

die nach einseitiger Labyrinthexstirpation auftretende Rumpfdrehung, wenn der Kopf in bezug auf den Rumpf geradegesetzt wird.

2. Labyrinthstellreflexe[1]).

Bei normalen Tieren.

Nachdem Goltz schon im Jahre 1870 die drei Faktoren genannt hatte, welche die Taube veranlassen, den Kopf aufrecht zu halten, nämlich die Labyrinthe, die Augen und die Körpersensibilität, hat Breuer in Übereinstimmung hiermit darauf hingewiesen, daß bei genauen Untersuchungen auf Labyrinthreflexe verschiedene Vorsichtsmaßregeln notwendig sind. Um taktile Reize von der Körperoberfläche und von den Extremitäten mit Sicherheit zu vermeiden, ist es am besten, das Tier frei in der Luft hängend zu untersuchen.

Optische Reize müssen ausgeschaltet werden entweder durch eine Kopfkappe oder durch Zunähen der Augen. Das Phänomen, daß bei einer in der Luft gehaltenen Taube der Kopf auch bei geschlossenen Augen im Raume normal stehenbleibt, wenn man den Rumpf dreht [Versuch von Czermak[2])], wurde von Breuer schon richtig als Labyrinthreflex und sogar als Otolithenreflex[3]) gedeutet; es verschwindet nämlich nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation.

Dieser Labyrinthstellreflex auf den Kopf kann bei allen Säugetieren nachgewiesen werden. Durch denselben ist das normale Versuchstier imstande, wenn man den Körper in verschiedene Lagen im Raume bringt, den Kopf in Normalstellung zu halten.

Hält man das Tier mit vertikaler Wirbelsäule (Hängelage Kopf oben), so wird der Kopf durch Ventralbeugen, hält man es „in Hängelage Kopf unten", dagegen durch Dorsalbeugen ganz oder nahezu in die Normalstellung gebracht. Bringt man nur den Körper aus der einen in die andere Hängelage, so ändert sich die Stellung des Kopfes im Raume nicht wesentlich. Hält man den Körper des Tieres in Rückenlage, so erfolgt Geradesetzen des Kopfes im Raume entweder durch spiralige Drehung der Wirbelsäule oder durch ventrales Herüberklappen des ganzen Vorderkörpers, bis der Kopf in Normalstellung gelangt. Diese Labyrinthstellreflexe, welche das Tier veranlassen, den Kopf aus abnormen, wiewohl symmetrischen Stellungen in bezug auf den Rumpf immer wieder in Normalstellung zu bringen, können wir als „symmetrische Labyrinthstellreflexe" zusammenfassen. Die „asymmetrischen" Labyrinthstellreflexe befähigen das Tier, wenn mit dem Körper in rechter Seitenlage gehalten, den Kopf durch Linksdrehung, wenn in linker Seitenlage gehalten, den Kopf durch Rechtsdrehung in die Normalstellung zu bringen.

Befindet sich der Körper also in einer willkürlichen anormalen Stellung, so behält doch durch die Kombination von symmetrischen und asymmetrischen Labyrinthstellreflexen der Kopf immer seine normale Stellung im Raume: Scheitel oben, Unterkiefer unten, Mundspalte ungefähr 40° unter die Horizontalebene gesenkt. Die Einteilung in symmetrische und asymmetrische Labyrinthstellreflexe ist darum notwendig, weil, wie später gezeigt werden soll, die Aus-

[1]) Magnus, R.: Beiträge zum Problem der Körperstellung. I. Mitt. usw. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 163, S. 405. 1916. — Magnus, R.: Beiträge zum Problem der Körperstellung. II. Mitt. usw. Ebenda Bd. 174, S. 134. 1919. — Dusser de Barenne, J. G. u. R. Magnus: Beiträge zum Problem der Körperstellung. III. Mitt. usw. Ebenda Bd. 180, S. 75. 1920. — Magnus, R. u. A. de Kleyn: Beiträge zum Problem der Körperstellung. IV. Mitt. usw. Ebenda Bd. 180, S. 291. 1920. — Magnus, R.: Körperstellung und Labyrinthreflexe beim Affen. Ebenda Bd. 193, S. 396. 1922.

[2]) Czermak, J.: Beobachtungen und Versuche über „hypnotische" Zustände bei Tieren. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 7, S. 107. 1873.

[3]) Breuer, J.: Über die Funktion der Bogengänge des Ohrlabyrinthes. Med. Jahrb. 1874, H. 1. — Breuer, J.: Über die Funktion der Otolithen-Apparate. Pflügers Archiv f. d. ges. Physiol. Bd. 48, S. 195. 1891.

lösungsstelle für diese beiden Reflexgruppen im Labyrinth höchstwahrscheinlich verschieden ist.

Die Labyrinthstellreflexe lassen sich auch an großhirn- und thalamuslosen Tieren nachweisen, für ihr Zustandekommen ist das Intaktsein des Nucleus ruber notwendig.

Bei Tieren nach einseitiger Labyrinthexstirpation.

Unter dem Einflusse einseitiger Labyrinthstellreflexe hat das Versuchstier immer das Bestreben, den Kopf im Raume so zu halten, daß das intakte Labyrinth sich oben befindet. Im Normalstand der Tiere wird diese Stellung durch Kopfdrehen erreicht (nach rechtsseitiger Labyrinthexstirpation z. B. durch Rechtsdrehung des Kopfes). In dieser Lage des Kopfes ist der Labyrinthstellreflex minimal, und das Tier ist ruhig. Sobald aber der Kopf in eine derartige Stellung gebracht wird, daß das intakte Labyrinth sich unten befindet, so wird das Tier unruhig und versucht, weil der Labyrinthstellreflex jetzt maximal ist, den Kopf in die erstgenannte Stellung mit minimalem Labyrinthstellreflex zu bringen.

Zu diesem Einfluß des Labyrinthstellreflexes addiert sich nun die schon früher (S. 895) besprochene Grunddrehung. Je nach den verschiedenen Lagen des Körpers im Raume addieren oder subtrahieren sich Grunddrehung und Labyrinthstellreflex bei den einseitig labyrinthlosen Tieren. Durch dieses Zusammenwirken läßt sich das Verhalten der Versuchstiere bei verschiedenen Stellungen im Raume deutlich erklären. Befindet sich der Körper in Normalstellung, so ist bei rechtsseitiger Labyrinthexstirpation der Kopf nahezu 90° nach rechts gedreht. Bringt man jetzt den Körper in rechte Seitenlage, so müßte infolge der Grunddrehung der Kopf sich in Rückenlage oder darüber befinden, in Wirklichkeit nimmt der Kopf eine Zwischenstellung ein zwischen rechter Seitenlage und Rückenlage, und zwar so, daß unter Umständen der Kopf sich vollständig in rechter Seitenlage befindet. Die Ursache der in dieser Körperstellung geringen Kopfdrehung ist, daß der Labyrinthstellreflex, welcher den Kopf in rechte Seitenlage zu bringen versucht, der Grunddrehung entgegenwirkt. Bringt man den Körper umgekehrt in linke Seitenlage, so wird infolge der Grunddrehung der Kopf nach rechts gedreht, dazu addiert sich der Labyrinthstellreflex, welcher bestrebt ist, den Kopf in rechte Seitenlage zu bringen, und infolge dieses doppelten Einflusses sieht man oft eine Kopfdrehung von nahezu 180° auftreten, so daß der Kopf sich in rechter Seitenlage im Raume befindet. Sehr merkwürdig ist auch das Verhalten von Kaninchen bei Rückenlage. Die Grunddrehung sucht den Kopf in linke, der Labyrinthstellreflex dagegen in rechte Seitenlage zu bringen. Das Ergebnis ist, daß das Tier die lebhaftesten Dreh- und Rollbewegungen mit seinem Vorderkörper ausführt, bis es ihm gelingt, den im Sinne der Grunddrehung gedrehten Thorax durch stärkste Seitwärtswendung des Halses auf die Ventralseite herüberzuklappen, so daß der Kopf nunmehr in rechter Seitenlage auf dem Bauche aufliegt und das linke Auge nach oben gerichtet ist. In dieser Lage, welche sowohl der Grunddrehung wie dem Labyrinthstellreflexe genügt, kommt das Tier zur Ruhe.

3. Kompensatorische Augenstellungen[1]).

Bei der Besprechung der kompensatorischen Augenstellungen ist es notwendig, dieselben für Tiere mit frontalgestellten und seitwärtsstehenden Augen gesondert zu behandeln. Die kompensatorischen Augenstellungen spielen bei

[1]) v. d. Hoeve, J. u. A. de Kleyn: Tonische Labyrinthreflexe auf d. Augen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 169, S. 241. 1917. Magnus, R. u. A. de Kleyn: Tonische Labyrinthreflexe auf d. Augenmuskeln. Ebenda Bd. 178, S. 179. 1920.

Tieren mit seitwärtsstehenden Augen eine große physiologische Rolle, und durch dieselben sind die Tiere imstande, ausgehend von ihrer normalen Kopfstellung, bei verschiedenen Stellungen des Kopfes im Raume das Gesichtsfeld unverändert beizubehalten, während optische Hemmungen beim Zustandekommen der kompensatorischen Augenstellungen nur eine unbedeutende Rolle [Fleisch[1])] spielen. Bei Tieren mit frontalgestellten Augen, welche außerdem fixieren, erfolgt die Augenstellung hauptsächlich durch optische Reflexe, so daß die kompensatorischen Augenstellungen während des normalen Lebens nur eine ganz untergeordnete Rolle spielen.

Bei normalen Tieren mit seitwärtsgestellten Augen.

Beim Zustandekommen der kompensatorischen Augen*bewegungen* wirken außer den Labyrinthen verschiedene andere Faktoren mit. Unter kompensatorischen Augen*bewegungen* versteht man die Augenablenkungen, welche durch kurze, schnelle Kopfbewegungen reflektorisch hervorgerufen werden; hierbei spielen hauptsächlich die Bogengänge neben Otolithen- und Halsreflexen eine Rolle. Kompensatorische Augen*stellungen* werden nur die infolge tonischer Hals- und Labyrinthreflexe bei verschiedenen Lagen des Kopfes im Raume auftretenden *dauernden* Augenablenkungen genannt. Um also die *tonischen* Labyrinthreflexe auf die Augen isoliert untersuchen zu können, müssen womöglich die anderen Einflüsse ausgeschaltet werden. Die tonischen Halsreflexe können eliminiert werden, indem man dafür sorgt, daß während der Versuche die Stellung des Kopfes in bezug auf den Rumpf sich nicht ändert; das Auftreten von Bogengangsreflexen kann man vermeiden durch langsames Ausführen der Bewegungen, welche die Tiere von einer Stellung in eine andere bringen, und weiter, indem man nach dem Erreichen jeder neuen Stellung des Kopfes im Raume, bevor die Augenablenkung gemessen wird, so lange wartet, bis eventuelle Bogengangsreize abgeklungen sind. Zweckmäßig ist es außerdem, als Kontrollversuche einzelne Kopflagen von entgegengesetzten Seiten her zu erreichen, weil auf diese Weise etwaige Bogengangsreflexe einander entgegengestellt sind.

Tonische Labyrinthreflexe auf die Augenmuskeln sind schon wiederholt bei verschiedenen Tieren genauer untersucht worden. Im Jahre 1854 bestimmte Albrecht v. Graefe[2]) die kompensatorischen Raddrehungen beim Kaninchen auf Drehung des Kopfes um die bitemporale Achse; dieselben waren auch bei blinden Tieren und nach Durchschneidung der Nn. optici nachweisbar. Die Raddrehungen verschwanden nach Durchschneidung der Mm. obliqui, blieben aber nach Durchschneidung der geraden Augenmuskeln bestehen. 1874 und 1875 teilte Breuer mit, daß sich bei blinden Menschen kompensatorische vertikale Augenabweichungen beobachten lassen, und daß die kompensatorischen Augenstellungen unverändert eintreten, einerlei, von welcher Richtung aus man die betreffende Stellung des Kopfes erreicht. Er machte bereits einen scharfen Unterschied zwischen den Reflexen der Lage und den Bewegungsreflexen und betrachtete die Otolithenorgane und speziell die Utriculi als die Auslösungsstelle der kompensatorischen Augenstellungen.

Aus der Augendeviation nach einseitiger Labyrinthexstirpation beim Kaninchen zieht Högyes 1881 den Schluß, daß ein tonischer Daueinfluß der Labyrinthe auf die Augenmuskeln vorhanden ist, wobei unter normalen Bedingungen die Einflüsse von beiden Labyrinthen auf jedes Auge einander gerade das Gleich-

[1]) Fleisch, A.: Tonische Labyrinthreflexe auf die Augenstellung. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 194, S. 554. 1922.

[2]) v. Graefe, A.: Beiträge zur Physiologie und Pathologie der schiefen Augenmuskeln. v. Graefes Arch. f. Ophth. Bd. 1, S. 1. 1854.

gewicht halten. Auch untersuchte er schon genau die kompensatorischen Augenstellungen bei Drehungen des Kopfes um drei Achsen, machte jedoch ebensowenig wie früher v. Graefe einen scharfen Unterschied zwischen den kompensatorischen Augen*stellungen* und den kompensatorischen Augen*bewegungen*. Die bei intakten Tieren in Seitenlage auftretende Augendeviation wurde als vom untenliegenden Labyrinthe aus verursacht betrachtet: welcher Auffassung sich Biehl[1]) (1907) anschloß, der bei Pferd und Schaf den N. vestibularis isoliert durchtrennte mit Intaktlassen des N. cochlearis. Rothfeld [1913[2])] maß die kompensatorischen Augenstellungen bei Kaninchen bei Drehung um die bitemporale Achse in einem Quadranten, schloß aber dabei die tonischen Halsreflexe auf die Augen nicht aus.

Durch genaue quantitative Untersuchungen der tonischen Labyrinthreflexe auf die Augen konnte das Folgende festgestellt werden:

a) Jeder Stellung des Kopfes im Raume entspricht auch eine bestimmte Stellung der Augen in der Orbita.

b) Wenn der Kopf von einer Stellung in eine andere gebracht wird, so erfolgt die dementsprechende Stellungsänderung der Augen in der Orbita entweder mittels Raddrehungen oder mittels vertikaler Bewegungen oder durch eine Kombination von diesen beiden. Für die Seitwärtsbewegungen in der Richtung der Lidspalte konnte keine Gesetzmäßigkeit nachgewiesen werden. Wie bekannt, gelang dieses auch nicht bei Untersuchungen an Fischen [Benjamins[3])].

c) Im allgemeinen kann gesagt werden, daß, wenn der Kopf von der Normalstellung aus in eine andere Stellung gebracht wird, das Auge eine derartige Bewegung ausführt, daß seine Stellung im Raume mehr oder weniger unverändert bleibt. Daß dieses durch die tonischen *Labyrinth*reflexe auf die Augen *allein* nicht vollständig gelingt, wird aus der folgenden Beschreibung hervorgehen.

a) Raddrehungen der Augen.

Bei normalen Tieren.

Abb. 209 zeigt die labyrinthären kompensatorischen Raddrehungen der Augen beim Kaninchen. Es ist die Mittelkurve aus sechs gelungenen Versuchen.

Zur Methodik sei das Folgende bemerkt:

Methodik. Zum Ausschluß aller Halsreflexe wird das Kaninchen auf einem Brette so befestigt, daß der Kopf seine Lage zum Körper während der ganzen Untersuchung nicht ändern kann. Auf der mit Cocain anästhesierten Hornhaut wird ein Kreuz eingebrannt. Für eine einmalige Beobachtung ist es am zweckmäßigsten, dieses Kreuz durch leichte Berührung mit einem erhitzten Messingstempel zu erzeugen. Nach solcher Einbrennung kann man die Versuche sofort anfangen, da die Verschorfung der Cornea so oberflächlich ist, daß keine Hemmungen durch Reizung auftreten. Das Kreuz ist jedoch nach wenigen Tagen verschwunden. Will man dagegen dauernde Beobachtungen an dem gleichen Tiere vornehmen, so kann man einige Tage vor dem Versuch auf die vorher cocainisierte Cornea mit einem Bleiacetatkrystall ein Merkzeichen in Gestalt eines Kreuzes anbringen. Streicht man nämlich mit einem solchen Krystall über die Cornea, so entsteht eine scharf begrenzte weiße Linie, welche noch monatelang deutlich sichtbar bleibt. Die dabei auftretenden Reizerscheinungen gehen nach einigen Tagen vollkommen zurück. Für kurzdauernde Versuche gelingt es auf eine noch viel einfachere Weise, ein Kreuz auf der Cornea anzubringen, ohne das Auge im mindesten zu beschädigen[4]): Aus dem dünnen Häutchen, das sich unmittelbar unter der harten Schale des Hühnereies befindet, werden runde Scheiben in der Größe der

[1]) Biehl, C.: Beitrag zur Lehre von der Beziehung usw. Arb. a. d. neurol. Inst. d. Wiener Univ. Bd. 14. 1907.

[2]) Rothfeld, J.: Die Physiologie des Bogengangsapparates. Verhandl. d. Ges. dtsch. Naturforsch. u. Ärzte 1913.

[3]) Benjamins, C.: Contribution à la connaissance des reflexes etc. Arch. néerl. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 2, S. 536. 1918.

[4]) de Kleyn, A. u. C. Versteegh: A method of determining the compensatory positions of the human eye. Acta oto-laryngol. Bd. 6, S. 170. 1924.

Cornea geschnitten und, nachdem sie getrocknet sind, mit Tusche ein Kreuz darauf angebracht. Wenn man nun das Auge cocainisiert, kann man mit einem mit Wasser befeuchteten Pinsel die Scheiben auf die Cornea legen, wo sie leicht haften bleiben, besonders wenn man am Außenrande einige kleine Einschnitte macht. Nur muß man dann verhindern, daß durch Lidschluß die Scheiben verschoben werden.

Das so vorbereitete Versuchstier wird nun auf einem Brett und sein Kopf in einer auf dem Brett angebrachten Czermakschen Klemme genau fixiert. An der Czermakschen Klemme wird ein mit zwei feinen Drähten versehener Rahmen angebracht, welcher als festes Koordinatensystem mitphotographiert wird. In geeignetem Abstand ist auf demselben Brette, auf welchem das Tier aufgebunden ist, ein photographischer Apparat (Kino) fest aufmontiert, welcher sich bei allen Bewegungen des Tieres im Raume mitbewegt und seine Stellung zum Auge und Koordinatensystem nicht ändert. Das Kaninchenbrett selber ist cardanisch aufgehängt und kann auf diese Weise in alle möglichen Lagen im Raume gebracht werden. Nunmehr wird um die verschiedenen senkrecht zueinander stehenden Achsen je eine vollständige Drehung des Tieres um 360° ausgeführt. Jedesmal wird nach Drehung um 15° so lange gewartet, bis die Drehreaktion (Bogengangsreaktion) abgeklungen ist und das Auge seinen endgültigen Stand eingenommen hat, und danach eine photographische Aufnahme gemacht. Die auf diese Weise erhaltenen Bilder werden projiziert und auf ihnen in bezug auf das mitphotographierte Koordinatensystem gemessen: die Raddrehung, die Vertikalabweichung und die Horizontalabweichung. Bei jeder Drehung erhält man dann

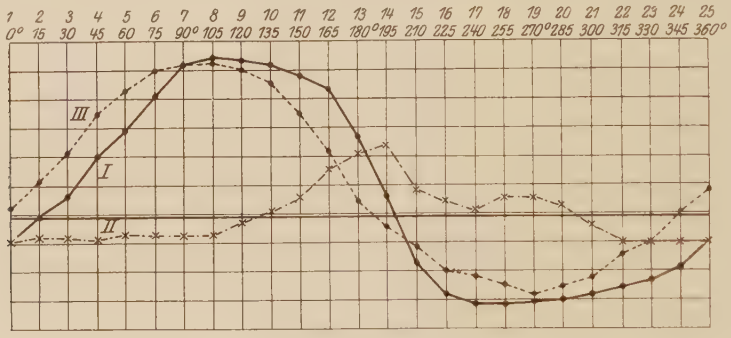


Abb. 209.

25 Aufnahmen. Die gewonnenen Kurven tragen ihre Kontrolle in sich selber. Bei den verschiedenen Drehungen wird häufig die gleiche Kopflage von verschiedenen Seiten her erreicht. Die Augenstellungen müssen in diesen Fällen identisch sein. Im ganzen befinden sich unter den Kurven 28 derartige Kontrollpunkte. In den abgebildeten Kurven heißt:

Drehung I. Ausgangsstellung: Tier in Bauchlage. Mundspalte horizontal, Drehung des Tieres um die bitemporale Achse. Drehungsrichtung: Kopf nach unten, Schwanz nach oben.

Drehung II. Ausgangsstellung: Tier in Bauchlage. Mundspalte horizontal. Drehung des Tieres um die occipito-nasale Achse. Richtung der Drehung: zu untersuchendes Auge nach unten.

Drehung III. Ausgangsstellung: Tier in Seitenlage. Zu untersuchendes Auge nach oben, Mundspalte vertikal. Drehungsrichtung: Schnauze nach unten.

Im ganzen wurden je sechs gelungene Messungen ausgeführt. Die Mittelkurve aus sämtlichen Versuchen (s. Abb. 209) stimmt mit der Kurve des zuerst veröffentlichten Einzelversuches praktisch vollkommen überein. Bei verschiedenen Tieren fanden sich wohl Variationen bezüglich der Größe der Ablenkungen, die Form der Kurven war aber in allen Fällen dieselbe, und das Maximum und Minimum wurde auch immer an der gleichen Stelle gefunden.

Auf der Abszisse sind auf Millimeterpapier mit 1—25 die aufeinanderfolgenden Aufnahmen und außerdem die zugehörigen Drehungswinkel des Tierbrettes angegeben; auf der Ordinate die dabei auftretenden Raddrehungen des Auges (der Abstand zweier horizontaler Linien entspricht einer Raddrehung von 10°). Man sieht aus der Kurve, daß bei Drehung um die bitemporale Achse (Drehung I)

die Rollung bei fortgesetzter Drehung im Anfang zunimmt (die Augen drehen sich mit dem oberen Pole caudalwärts) und bei *8* (Drehung 105°, Tier mit Kopf unten) ein Maximum erreicht. Ungefähr bei *12* (Drehung 165) nimmt die Rollung plötzlich sehr stark ab, um einer Rollung nach der entgegengesetzten Seite (Drehung mit dem oberen Pole oralwärts) Platz zu machen. Ungefähr bei *17* (Drehung 240°) wird das Maximum nach der anderen Seite erreicht, und bei *25* (Drehung 360°) kommt das Auge wieder in den Primärstand zurück.

Bei Drehung um die occipito-nasale Achse (Drehung II) sind die Raddrehungen viel geringer, während bei Drehung III die Raddrehungen wieder die Maxima passieren. Nur zeigt die Kurve bei Drehung III einen viel regelmäßigeren Verlauf; es fehlt die starke Asymmetrie, welche bei Drehung I so auffallend ist.

Alle 6 Versuche stimmen darin überein, daß das eine Maximum der Raddrehung in der *Gegend* Kopf unten und das andere Maximum in der *Gegend* Kopf oben gefunden wird. Absichtlich wird hier von den „Gegenden" gesprochen. Denn, wie man in der Abb. 209 bei Drehung I sehen kann, bleibt die Rollung, nachdem sie ihr Maximum nach der einen Seite erreicht hat, einige Zeit so ziemlich auf der gleichen Höhe, um dann plötzlich abzunehmen; ebenso bleibt das Maximum nach der anderen Seite eine Zeitlang bestehen, um dann plötzlich wieder zuzunehmen. Dieses kann man auch mit bloßem Auge gut wahrnehmen. Bezüglich der Größe der Raddrehungen findet man bei verschiedenen Tieren Variationen. In 6 Versuchen betrug die Differenz zwischen den beiden Maxima 87°, 87°, 88°, 91°, 99° und 100°. Deutliche Variationen findet man auch, wenn man ein und dasselbe Tier an verschiedenen Tagen untersucht. Die Form der Kurve bleibt aber immer dieselbe, und die Maxima werden auch immer an der gleichen Stelle gefunden. Bei Lagewechsel des Kopfes nehmen die Raddrehungen *beider* Augen immer gleichzeitig und gleichsinnig zu oder ab. Es bleibt noch die Frage zu erörtern, welche Stellung man als Nullstand für die Raddrehungen annehmen muß, d. h. welche Stellung die Augen nach Fortfall des Labyrintheinflusses, also nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation, haben. Es hat sich nun herausgestellt, daß, wenn der Kopf in Normalstellung mit 15° unter die Horizontale gesenkter Mundspalte steht, keine von den Labyrinthen ausgehende Raddrehung vorhanden ist.

Nach einseitiger Labyrinthexstirpation.

Nach einseitiger Labyrinthexstirpation sind die Raddrehungen bei Kaninchen im Wesen unverändert. Beide Augen reagieren gleichsinnig, die Maxima sind nicht verschoben. Das Ausmaß der Rollungen ist jedoch beim Vorhandensein nur eines Labyrinthes *etwa* halb so groß, als wenn beide Labyrinthe intakt sind.

b) Vertikalabweichungen der Augen.

Bei normalen Tieren.

Quantitative Bestimmungen der Höhendifferenzen sind viel schwieriger zu machen als die der Raddrehungen, besonders in den Stellungen, in denen die Cornea infolge der Augendeviation beinahe ganz unter die Orbitaränder verschwindet. Bei den Versuchen wurde immer die Distanz von der Mitte der Cornea bis zum Rahmen gemessen. Beim Markieren muß man sehr darauf achten, das Kreuz genau in der Mitte der Cornea anzubringen, denn wenn dies nicht der Fall ist, bekommt man schon bei einer einfachen Raddrehung Höhendifferenzen. Dazu kommt, daß wirklich genaue quantitative Bestimmungen der Höhendifferenzen bei der angewandten Methodik darum nicht möglich sind, weil man

beim Photographieren eine flache Projektion der runden Cornea auf die Platte bekommt und die dadurch verursachten Fehler bei den verschiedenen Stellungen nicht konstant, sondern stets wechselnd sind.

Es treten aber so große Höhendifferenzen auf, daß für ihre qualitative Bestimmung die einfachen Ausmessungen genügen.

Als Beispiel von solch einer Bestimmung der Höhendifferenzen möge Abb. 210 dienen. Da oben bei den Raddrehungen schon eine Erklärung der Abbildung gegeben ist, können wir hier kurz die Resultate zusammenfassen.

Bei Drehung I erfolgen nur geringe Vertikalabweichungen. Das Maximum der Vertikalabweichung nach oben und unten wird während Drehung II und III erreicht. Das *Maximum der Abweichung nach oben* wird gefunden in der Gegend *7* Drehung II = *13* Drehung III, d. h. *Tier in Seitenlage mit zu untersuchendem Auge unten*, das Maximum der Abweichung nach unten in der Gegend *19* Drehung II = *1* Drehung III: *Tier in Seitenlage, zu untersuchendes Auge oben*. Auch bei den Vertikalabweichungen gibt es nur eine Gegend, wo ein Maximum für die Vertikalabweichung nach oben, und eine Gegend, wo ein Maximum

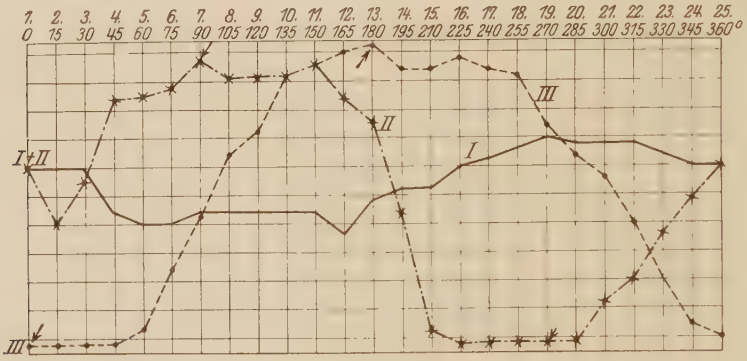


Abb. 210.

der Vertikalabweichung nach unten auftritt. Auffallend ist auch hier die starke Asymmetrie der Kurve (besonders bei Drehung II). Stets reagieren beide Augen mit *gegensinnigen* Vertikalabweichungen: wenn das eine Auge nach oben geht, geht das andere nach unten. Wie oben schon bemerkt, gilt dieses aber nur in bezug auf die Orbita; in bezug auf die Frontalebene sind die Bewegungen in Wirklichkeit nicht gegensinnig, sondern gleichsinnig.

Mit verfeinerter Methodik, wobei bei Kaninchen ein kleiner Spiegel auf die Cornea des zu untersuchenden Auges geklebt und die Stellung des vom Spiegel reflektierten Lichtstrahles an einer in Winkelgrade eingeteilten Kreisskala direkt abgelesen wurde, hat Fleisch[1]) die oben mitgeteilten Ergebnisse im großen und ganzen bestätigen können. Nur weist er darauf hin, daß auch bei Kaninchen eine, wiewohl geringe, optische Fixation stattfindet, welche man dadurch ausschalten kann, daß man an blinden Tieren experimentiert. Auch am blinden Kaninchen ist aber noch, wie Fleisch sagt, eine „Versteifung der Augenstellung" vorhanden, d. h. das Auge hat die Tendenz, eine vorhandene Stellung möglichst lange beizubehalten. Um diese „Versteifung der Augenstellung" auszuschalten, kann man das arithmetische Mittel aus zwei Beobachtungen nehmen, wobei eine bestimmte Stellung von verschiedenen Richtungen aus erreicht wurde.

[1]) Fleisch, A.: Tonische Labyrinthreflexe auf die Augenstellung. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 194, S. 554. 1922.

Nach einseitiger Labyrinthexstirpation.

Nach einseitiger Labyrinthexstirpation wird das Auge der operierten Seite nach unten, das der anderen (intakten) Seite nach oben, also in bezug auf die Orbita gegensinnig abgelenkt. Die Abweichungen von der Normalstellung sind an beiden Augen am größten, wenn das intakte Labyrinth bei Seitenlage des Kopfes sich unten befindet, sie sind am kleinsten oder Null, wenn das intakte Labyrinth sich oben befindet. Für die Bestimmung der Auslösungsstelle der vertikalen Augenabweichungen im peripheren Labyrinth ist diese letzte Tatsache, wie später gezeigt werden wird, von großer Bedeutung.

Auf diese Weise erhält man Kunde über die oben geschilderte Abhängigkeit der *Augenstellung* von der Lage des Kopfes im Raume. Um hieraus die Reflexe von den Labyrinthen auf die einzelnen Augen*muskeln* ableiten zu können, wurde früher von uns ein Modell angefertigt. Die Augenmuskeln wurden durch Fäden dargestellt, deren Länge bei den verschiedenen Augenstellungen gemessen wurden. Nun hat aber vor kurzem Lorente de Nó[1]) gezeigt, daß solch ein einfaches Modell wahrscheinlich nicht genügt, um die wirklichen Kontraktionszustände der einzelnen Augenmuskeln bei den verschiedenen Augenstellungen kennenzulernen. Nach dem Modell sollte man z. B. erwarten, daß bei Drehung I nur der Kontraktionszustand der Mm. obliqui sich wesentlich ändert, während der Kontraktionszustand der Mm. recti superior und inferior bei dieser Drehung keinen größeren Schwankungen unterworfen ist. In Wirklichkeit konnte aber Lorente de Nó nach Präparation der einzelnen Augenmuskeln experimentell zeigen, daß bei maximaler Raddrehung der Augen mit dem oberen Pol temporalwärts nicht nur der M. obliquus inferior maximal kontrahiert und der M. obl. superior maximal erschlafft ist, sondern daß zu gleicher Zeit auch Änderungen des Kontraktionszustandes im M. rectus superior und M. rectus inferior auftreten. Quantitative Untersuchungen sind von Lorente de Nó nicht gemacht worden; die verschiedenen Kontraktionszustände der einzelnen Augenmuskeln wurden nur mit dem bloßen Auge geschätzt. Um die Auslösungsstelle der tonischen Labyrinthreflexe auf die einzelnen Augenmuskeln näher bestimmen zu können, sind quantitative Untersuchungen aber dringend notwendig. Außerdem ist noch festzustellen, ob sich die von Lorente de Nó an freipräparierten Augenmuskeln geschenen Kontraktionen auch geradeso nachweisen lassen, wenn die 6 Augenmuskeln am Bulbus inserieren und daher ihre Länge gegenseitig beeinflussen.

Kompensatorische Augenstellungen bei Tieren mit frontal gestellten Augen[2]).

Die kompensatorischen Augenstellungen bei Tieren mit frontal stehenden Augen sind nur bei Affen qualitativ näher untersucht worden, während quantitative Untersuchungen noch vollkommen fehlen. Die spontanen Augenbewegungen machen eine genaue Untersuchung am normalen Tier kaum möglich, nur beim Erwachen aus der Narkose oder nach Exstirpation des Großhirns gelingt es festzustellen, daß auch bei Tieren mit frontal gestellten Augen tonische Labyrinthreflexe auf die Augen vorhanden sind. Doch handelt es sich immer nur um geringe Reaktionen, welchen keine große physiologische Bedeutung zukommt. Nachdem es in der letzten Zeit gelungen ist, durch Aufkleben einer Eiweißmembran auf die Cornea (s. bei Methodik) bei normalen Menschen wenigstens die labyrinthären kompensatorischen Raddrehungen genau quantitativ zu be-

[1]) Lorente de Nó, R.: Observations sur les réflexes toniques oculaires (note préalable). Travaux du laborat. de recherches biol. de l'univ. de Madrid Bd. 22, S. 143. 1924.

[2]) Magnus, R: Körperstellung u. Labyrinthreflexe beim Affen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 193, S. 396. 1922.

stimmen[1]), wird es wahrscheinlich auf diese Weise auch möglich sein, bei Tieren quantitative Untersuchungen vorzunehmen. Die Untersuchungen bei Affen haben bis jetzt zu den folgenden Resultaten geführt. Während bei Kaninchen mit seitlich stehenden Augen Kopfdrehen um die sagittale Achse Vertikalabweichungen und Kopfdrehen um die bitemporale Achse Raddrehungen bewirkt, erfolgt bei Affen gerade das Umgekehrte. In Seitenlage sind beide Augen mit dem oberen Augenpol nach oben gedreht, bei Rückenlage sind die Augen nach unten, bei Bauchlage nach oben abgewichen. In bezug auf die Horizontalebene handelt es sich also auch bei Affen um „kompensatorische" Augenstellungen.

Zentren für die Labyrinthreflexe und deren Verbindungen[2]).

Im Laufe der letzten Jahre war man vielfach bestrebt, durch Exstirpation von bestimmten Teilen des Zentralnervensystems den zentralen Verlauf der vestibulären Reflexbahnen näher kennenzulernen und den Einfluß zu untersuchen, welchen bestimmte Teile des Zentralnervensystems auf die vestibulären Reflexe ausüben. Schon früher wurde von verschiedenen Forschern gezeigt, daß nach Großhirnexstirpation noch vestibuläre Reflexe auslösbar sind [Flourens 1860 bei Tauben und Kaninchen, Löwenberg 1873 bei Tauben, Högyes 1881 bei Kaninchen, Luchsinger[3]) 1884 beim Frosch usw.]. Nach nicht ganz vollständiger Kleinhirnexstirpation konnte Spamer (1880) bei Tauben auf lokale galvanische Labyrinthreizung noch die typische Reaktion hervorrufen; Högyes (1881) spricht die Vermutung aus, daß das Kleinhirn nichts mit dem Labyrinthe zu tun hat, während Bogumil Lange[4]) (1891) darauf aufmerksam macht, daß die Symptome nach Kleinhirnexstirpation von denen nach Labyrinthexstirpation verschieden sind. Gordon Wilson und Pike (1912) konnten nach Cerebellumexstirpation beim Hunde noch vestibuläre Reaktionen auslösen. Die erste, modernen Anforderungen genügende Untersuchung ist im Institut Obersteiner in Wien von Bauer und Leidler[5]) (1911) gemacht worden. Sie waren eigentlich die ersten, die sich nicht darauf beschränkt haben, nur eine experimentelle Untersuchung auszuführen, sondern auch das Zentralnervensystem ihrer Versuchstiere genau anatomisch untersucht haben. Hierbei haben sie den exakten Nachweis geführt, daß bei Kaninchen die schnelle Phase des vestibulären Nystagmus sicherlich nicht über das Großhirn verläuft. Es ist nun die Frage, welche Folgerungen man überhaupt aus derartigen Versuchen am Zentralnervensystem ableiten darf. Wenn man einen Teil des Zentralnervensystems entfernt und feststellt, daß danach gewisse Reflexe noch ausgelöst werden können, so kann man daraus natürlich ohne weiteres schließen, daß bei dem Zustandekommen dieser Reflexe der entfernte Teil des Zentralnervensystems keine entscheidende Rolle spielt, womit jedoch keineswegs gesagt ist, daß der entfernte Teil auf den Verlauf der Reflexe beim normalen Tier keinen Einfluß ausübt. Wenn man dagegen einen Teil des Zentralnervensystems entfernt und danach gewisse

[1]) de Kleyn, A. u. C. Versteegh: Labyrinthine compensatory eye positions usw. — Journ. of laryngol. a. otol. Bd. 39, S. 686. 1924. — A method of determining the compensatory positions of the human eye. — Acta oto-laryngol. Bd. 6, S. 170. 1924.

[2]) Magnus, R.: Welche Teile d. Zentralnervensystems usw. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 159, S. 224. 1914. Magnus, R.: Beitr. z. Problem d. Körperstellung usw. Ebenda Bd. 178, S. 124. 1920. Magnus, R. u. A. de Kleyn: Über d. Unabhängigkeit der Labyrinthreflexe usw. Ebenda Bd. 163, S. 405. 1916.

[3]) Luchsinger, B.: Zur Lage der Gleichgewichtscentren. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 34, S. 289. 1884.

[4]) Lange, B.: Inwieweit sind die Symptome usw. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 50, S. 615. 1891.

[5]) Bauer, J. u. R. Leidler: Über den Einfluß der Ausschaltung verschiedener Hirnabschnitte usw. Arb. a. d. neurol. Inst. d. Wiener Univ. Bd. 19, S. 155. 1911.

Reflexe nicht mehr auslösen kann oder dieselben qualitativ oder quantitativ verändert findet, darf man diese Befunde nicht ohne Einschränkung der Entfernung jenes Teiles zuschreiben. Ganz abgesehen von den bis zu einem gewissen Grade anatomisch feststellbaren Blutungen und Nebenverletzungen infolge der Operation spielen bei Eingriffen am Zentralnervensystem doch auch die Schockerscheinungen eine große Rolle. Hieraus folgt also, daß nach Exstirpation von bestimmten Teilen des Zentralnervensystems *positive* Befunde großen Wert haben, daß man jedoch mit Folgerungen aus *negativen* Befunden außerordentlich vorsichtig sein muß. In den bisher vorliegenden Versuchen haben sich verschiedene Haupttatsachen feststellen lassen. *Erstens bleiben alle in den vorigen Abschnitten beschriebenen Labyrinthreflexe nach Entfernung der Großhirnhemisphären und der Thalami normal erhalten.* Merkwürdig ist, daß in der Literatur doch immer wieder die Meinung verkündigt wird, daß die Bahn für die schnelle Phase des vestibulären Nystagmus über das Großhirn verläuft. Durch zahlreiche Untersuchungen ist wohl sichergestellt, daß in Übereinstimmung mit Flourens, Högyes, Ewald, Bárány, Bauer und Leidler und im Gegensatz zu Bartels, Pike, Rosenfeld, Rothfeld usw. die schnelle Komponente des Kopf- und Augennystagmus unabhängig vom Großhirn eintreten kann (s. S. 872).

Zweitens kann das ganze Kleinhirn samt den Kleinhirnkernen exstirpiert werden, ohne daß die verschiedenen Labyrinthreflexe verschwinden. Dieses geht aus einer Versuchsreihe hervor, wobei durch Prof. Winkler in Utrecht an Schnittserien die Vollständigkeit der Kleinhirnexstirpation sichergestellt wurde[1]).

Für die genaue Lokalisation der Zentren für die verschiedenen Labyrinthreflexe ist es zweckmäßig, die letzteren in 3 Gruppen zu verteilen, nämlich:

die Labyrinthreflexe auf die Körpermuskulatur, welche ihre Zentren caudalwärts vom Vestibulariseintritt haben;

die Labyrinthreflexe auf die Augen, deren zugehörige Zentren sich zwischen Octavuseintritt und Augenmuskelkernen befinden;

die Labyrinthstellreflexe, für deren Zustandekommen das Mittelhirn erforderlich ist.

Sämtliche Reflexe werden dem Zentralnervensystem durch den N. octavus übermittelt. Von da an nehmen die Bahnen für die 3 genannten Reflexgruppen einen verschiedenen Weg. Die Bahn für die Reflexe der 1. Gruppe geht dann caudalwärts nach den motorischen Zentren für Extremitäten, Rumpf und Hals; die der 2. Gruppe oralwärts nach den Augenmuskelkernen, während die Reflexbahn für die Labyrinthstellreflexe ebenfalls oralwärts nach dem Mittelhirn verläuft.

Versuche, wobei festgestellt wurde, wieweit caudalwärts das Gehirn quer durchtrennt werden kann, ohne die verschiedenen Labyrinthreflexe zum Verschwinden zu bringen, haben für die einzelnen Reflexe zu den folgenden Ergebnissen geführt[2]):

Drehreaktionen und -nachreaktionen auf die Augen (nebst Nystagmus) an Kaninchen.

Aus Versuchen von Rademaker[3]) ergibt sich, daß:

a) die horizontalen Drehreaktionen und -nachreaktionen nebst Nystagmus noch auslösbar sind nach einem Querschnitt durch den Hirnstamm vor den

[1]) Auch für die Progressivreaktionen ist dieses jetzt durch Rademaker nachgewiesen.

[2]) Derartige Experimente beweisen, wenn nach einem Querschnitt durch den Hirnstamm der zu untersuchende Reflex noch vorhanden ist, mit Sicherheit, daß die Zentren für diesen Reflex hinter der Ebene des Schnittes liegen. Es bleibt aber immer möglich, daß spätere Untersuchungen zeigen werden, daß eine Durchtrennung noch mehr caudalwärts die Reflexe ebenfalls nicht zum Verschwinden bringt.

[3]) Rademaker, G. G. J.: De beteekenis der roode kernen etc. Dissert. Utrecht 1924.

Corpora quadrigemina posteriora und ventralwärts gerade vor dem Pons, d. h. nach der Entfernung von beinahe dem ganzen Mesencephalon. Frühere Untersuchungen[1]) hatten schon gezeigt, daß nach vollständiger Exstirpation des Mittelhirns noch horizontale Augendrehreaktionen und -nachreaktionen vorhanden sind;

b) vertikale Augendrehreaktionen und -nachreaktionen nebst Nystagmus noch auftreten können, wenn der Querschnitt durch das Gehirn durch die Corpora quadrigemina anteriora, durch das Corpus mammillare und nicht mehr als 2 mm oralwärts von den Oculomotoriuskernen angelegt wird;

c) rotatorische Augendrehreaktionen und -nachreaktionen noch vorhanden sind nach einem Querschnitt durch das Gehirn gerade zwischen Oculomotorius- und Trochleariskernen.

Nach Durchschneidung der Medulla oblongata im caudalen Teil bleiben die Augenreaktionen auf Drehung bestehen (Högyes), die Zentren liegen also zwischen Octavuseintritt und den Augenmuskelkernen. Rademaker hat ebenfalls gezeigt, daß Entfernung des Mesencephalondaches mit Corpora quadrigemina dorsalwärts von den Augenmuskelkernen die Reaktionen nicht zum Verschwinden bringt.

Kopfdrehreaktionen und -nachreaktionen (nebst Nystagmus).

Frühere Untersuchungen hatten ergeben, daß Kopfdrehreaktionen und -nachreaktionen mit Nystagmus beim Kaninchen noch auszulösen sind nach einem Querschnitt durch den Hirnstamm dorsalwärts hinter den Corpora quadrigemina und ventralwärts gerade vor dem Pons. Die Befunde von Rademaker stimmen mit dieser Beobachtung überein. Kopfdrehreaktion und -nachreaktion allein treten nach einem Querschnitt dicht vor dem Octavuseintritt auf. Der Kopfnystagmus ebenso wie der Augennystagmus verschwinden nach Operation am Zentralnervensystem, bei Vergiftungen, Narkose usw. viel leichter als die Drehreaktion. Daß dieses sehr leicht zu unrichtigen Schlußfolgerungen führen kann, geht aus einer Mitteilung von Rothfeld hervor, der aus der Tatsache, daß bei seinen Versuchen nach Operationen am Stirnhirn die schnelle Phase des Kopfdrehnystagmus verschwand, den Schluß zog, daß das Zentrum der schnellen Phase im Stirnhirn vertreten sein müßte.

Drehreaktionen auf das Becken und die Extremitäten.

Die Zentren für diese bis jetzt nur beim Affen genauer studierten Reaktionen sind noch nicht näher untersucht worden. Nur ließ sich zeigen, daß Drehreaktionen auf die Extremitäten auch nach Entfernung des Großhirns erfolgen können.

Reaktionen auf Progressivbewegungen.

Die Zentren für die Liftreaktion und für den Reflex der Sprungbereitschaft liegen beim Kaninchen caudalwärts von einem Querschnitt, der dorsalwärts hinter den Corpora quadrigemina posteriora und ventralwärts durch die caudale Hälfte des Pons verläuft.

Bei der Katze sind die Progressivreaktionen gegen den Schock sehr viel empfindlicher. Aus der Tatsache, daß die Liftreaktion sich noch nach einem Schnitt vor den vorderen Vierhügeln und durch die Hirnschenkel, der Reflex der Sprungbereitschaft nach einem Schnitt vor den vorderen Vierhügeln und durch das Corpus mammillare nachweisen ließen, darf also nicht der Schluß gezogen werden, daß die Zentren sich bei der Katze mehr oralwärts befinden.

[1]) Magnus, R.: Beiträge z. Problem d. Körperstellung usw. I. Mitt. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 163, S. 405. 1916.

Reflexe nach thermischer Reizung.

Es gelingt, bei Kaninchen einen normalen thermischen Nystagmus auszulösen, wenn nicht nur sämtliche Augenmuskelnerven mit Ausnahme eines N. abducens und beide Nn. trigemini durchschnitten, sondern wenn auch noch beide Oculomotoriuskerne und beide Trochleariskerne entfernt worden sind[1]).

Reflexe nach galvanischer Reizung.

Die Zentren für diese Reaktionen sind bis jetzt nicht näher untersucht worden.

Tonische Labyrinthreflexe auf die Extremitäten und auf den Hals.

Die Zentren dieser Reflexe liegen hinter der Eintrittsebene der Nn. octavi.

Labyrinthstellreflexe.

Daß die Zentren für die Labyrinthstellreflexe bei den verschiedenen bis jetzt untersuchten Tiergattungen (Kaninchen, Katze, Affe) im Mittelhirn liegen, wurde schon früher[2]) gezeigt. Aus den Untersuchungen von Rademaker bei Katzen und Kaninchen geht hervor, daß für die Labyrinthstellreflexe das Intaktsein des Nucleus ruber erforderlich ist. Die Reflexe sind noch auslösbar, wenn das ganze Großhirn mit Corpora striata, Thalami optici und dem oral von den Nuclei rubri gelegenen Teil des Mesencephalons entfernt worden ist. Auch kann man das Mittelhirndach mit den Corpora quadrigemina entfernen, ohne die Labyrinthstellreflexe zum Verschwinden zu bringen. Durchtrennung der rubrospinalen Bahnen hebt die Labyrinthstellreflexe auf.

Kompensatorische Augenstellungen.

Rademaker hat gezeigt, daß die kompensatorischen vertikalen Augenstellungen beim Kaninchen noch nachweisbar sind nach einem Querschnitt durch das Mesencephalon, der gerade durch die proximalsten Teile der Oculomotoriuskerne verläuft;

kompensatorische, rotatorische Augenstellungen noch schwach auslösbar sind nach einem Querschnitt durch das Mesencephalon, gerade zwischen Oculomotorius- und Trochleariskernen, und normal auftreten, wenn der Schnitt durch die Oculomotoriuskerne geht.

Die kompensatorischen Augenstellungen sind ebenfalls noch vorhanden, wenn das ganze Mesencephalondach dorsal von den Augenmuskelkernen entfernt worden ist.

Anhang.

An dieser Stelle sei kurz auf ein paar Untersuchungen hingewiesen, welche sich mit dem Einfluß der Labyrinthe auf Blutdruck und Magen-Darmbewegungen beschäftigen, und die hier gesondert besprochen werden mögen. Kremer[3]) hatte bei seinen Versuchen an Hunden gefunden, daß Reizung des Labyrinths (thermisch und galvanisch) eine Blutdrucksenkung zur Folge hat. Spiegel und Démétriades[4]) konnten dann in genauen Versuchen bei Kaninchen zeigen, daß diese Blutdrucksenkung bei Reizung des Labyrinths vorwiegend durch eine

[1]) de Kleyn, A.: Über vestibuläre Augenreflexe usw. v. Graefes Arch. f. Ophth. Bd. 107, S. 480. 1922.

[2]) Magnus, R.: Beiträge z. Problem d. Körperstellung usw. I. Mitt. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 163, S. 405. 1916.

[3]) Kremer, J. K.: De Zeeziekte. Dissert. Amsterdam 1921.

[4]) Spiegel, E. A. u. Th. D. Démétriades: Beiträge zum Studium des vegetativen Nervensystems usw. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 196, S. 185. 1922; u. Bd. 205, S. 328. 1924.

Erweiterung der Gefäße im Bereiche der Nn. splanchnici zustande kommt und daß dieser vestibuläre Gefäßreflex zu gleichsinnigen Schwankungen des Liquordruckes und des Hirnplethysmogramms führt. Abtrennung des Pros- und Mesencephalons, Exstirpation des Kleinhirns, Zerstörung des Nucl. Deiters und des Nucl. Bechterew sowie Verletzung der kranialen oder caudalen Abschnitte des Kernes der spinalen Acusticuswurzel hoben diesen Reflex nicht auf. Dagegen wurde nach Läsion des Nucl. triangularis keine Blutdrucksenkung bei Reizung des Labyrinths mehr beobachtet.

Bei seinen Versuchen über den Einfluß von Labyrinthreizungen auf die Magenbewegungen registrierte Kremer diese mittels eines in den Magen eingeführten Condoms und fand, daß bei thermischer und galvanischer Reizung die rhythmischen Kontraktionen größer wurden und länger dauerten.

In anderen Versuchen fand er, daß durch Labyrinthreizung auch vermehrte Speichelabsonderung, Schleimsekretion im Magen und Abnahme der Acidität des Mageninhaltes auftritt. Spiegel und Démétriades[1]) bedienten sich zur Registrierung der Darmbewegungen der von P. Trendelenburg angegebenen Methode und fanden nach kalorischer Reizung eine Vergrößerung der Amplitude der Pendelbewegungen und eine Steigerung des Tonus der Dünndarmmuskulatur. Durch Anästhesierung des äußeren und Mittelohres zeigten sie, daß zwei Reflexe im Spiele sind: ein kurz dauernder extralabyrinthär entstehender Reflex und ein lang anhaltender, vestibulär bedingter. Sie schließen aus ihren Versuchen mit einseitiger Labyrinthreizung, daß dieser letztere vorwiegend dem homolateralen, zum Teil auch dem kontralateralen N. vagus zugeführt wird. Nach Ausschaltung des Großhirns, der Vorderhirnganglien und des Thalamus und Durchtrennung der zu den medullären Splanchnicuszentren ziehenden Bahnen bleibt der Reflex, welcher unabhängig von der Blutdrucksenkung ist, bestehen.

---

[1]) Spiegel, E. A. u. Th. D. Démétriades: Beiträge zum Studium des vegetativen Nervensystems usw. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 58, S. 63. 1924.

Die Funktion des Bogengangsapparates und der Statolithen beim Menschen.

Von

KARL GRAHE

Frankfurt a. M.

Mit 11 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

MACH, E.: Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen. Leipzig 1875. — MACH, E.: Die Analyse der Empfindungen. 4. Aufl. Jena 1903. — BREUER, J.: Über die Funktion der Bogengänge des Ohrlabyrinthes. Med. Jahrb. 1874, S. 72. — BREUER, J.: Beiträge zur Lehre vom statischen Sinne. Med. Jahrb. 1875, S. 87. — BREUER, J.: Über die Funktion der Otolithenapparate. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 48, S. 195. 1891. — BREUER, J.: Über Bogengänge und Raumsinn. Ebenda Bd. 68, S. 596. 1897. - BREUER, J.: Studien über den Vestibularapparat. Wiener Sitzungsber. Abt. III, Bd. 62, S. 353. 1903. — STERN, L. W.: Über die nichtakustische Funktion des inneren Ohres. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 39, S. 248. 1895. — v. STEIN: Die Lehre von den Funktionen der einzelnen Teile des Ohrlabyrinthes. Moskau 1892. Aus dem Russischen übersetzt von KRZYWICKI. Jena 1894. — v. STEIN: Schwindel. Autokinesis externa et interna. Neue Funktionen der Schnecke. Moskau 1910. — BÁRÁNY, R.: Physiologie und Pathologie des Bogengangsapparates beim Menschen. Wien 1907. — BÁRÁNY u. WITTMAACK: Funktionelle Prüfung des Vestibularapparates. Ref. geh. in der Dtsch. otol. Ges. Jena 1911, S. 37. — BRUNNER, H.: Symptomatologie der Erkrankungen des Nervus vestibularis, seines peripheren und zentralen Ausbreitungsgebietes in Handb. d. Neurol. d. Ohres v. Alexander-Marburg. Bd. 1, S. 939. Berlin-Wien 1924.

Einleitung.

Unsere Erfahrungen über die Funktion der Vestibularorgane beim Menschen sind mit der Entwicklung unserer Kenntnisse über die Bogengänge und Statolithen beim Tier nicht immer parallel gegangen.

Nachdem schon 1796 ERASMUS DARWIN d. Ä.[1]) kurze Versuche über den Schwindel mitgeteilt hatte, stellte 1820 PURKINJE[2]) Untersuchungen über die verschiedenen Arten des Schwindels, in erster Linie während und nach aktiver

[1]) DARWIN, E.: Zoonomie, oder Gesetze des organischen Lebens; übersetzt von BRANDIS. Bd. 1, 1. Abt., S. 429. Hannover 1795.

[2]) PURKINJE, J.: Beiträge zur näheren Kenntnis des Schwindels, nach heautognostischen Daten. Med. Jahrb. d. österr. Staates Bd. 6, 2. Stück, S. 79. Wien 1820. — PURKINJE, J.: Über den Schwindel. 4. u. 10. Bulletin d. naturwiss. Sektion d. Schlesischen Ges. f. vaterl. Kultur im Jahre 1825. 2. Bulletin im Jahre 1826. Außerordentliche Beilagen zu Nr. 86 (1825), Nr. 8 (1826), Nr. 43 (1826) d. „Neuen Breslauer Zeitung" (abgedruckt bei AUBERT, s. S. 910).

Drehung an, die noch heute grundlegend sind, obwohl Purkinje der Zusammenhang mit den Vestibularapparaten nicht bekannt war.

Die späteren Tierversuche von Flourens und ihre Nachprüfungen blieben ohne Einfluß auf die Erkennung der menschlichen Labyrinthphysiologie. Auch als Ménière[1]) als erster den Schwindel in dem nach ihm benannten Krankheitsbilde in Zusammenhang mit Blutungen in die Bogengänge brachte, blieben diese Beobachtungen ohne Widerhall.

Ein Umschwung trat ein, als 1870 Goltz[2]) klar erkannte, daß die Bogengänge „Sinnesorgane für das Gleichgewicht des Kopfes und mittelbar des ganzen Körpers" sind. Allerdings nahm Hitzig[3]) 1871 in seinem klassischen Werke über den galvanischen Schwindel noch keinen Zusammenhang des Schwindels mit dem Labyrinth an. Doch führten die Goltzschen Untersuchungen zu den Studien von Mach, Breuer und Crum Brown[4]), die unabhängig voneinander zur Aufstellung der noch heute im allgemeinen gültigen Theorie über die Funktion der Bogengänge und Otolithen führten (die Modifikationen durch Magnus und de Kleyn s. vor. Kap., diejenige von Schmaltz s. S. 917 u. 929).

Die tierexperimentellen Forschungen [Breuer, Ewald[5]) u. a.] führten zu einer differenzierten Kenntnis der Funktion der Bogengänge. Die Untersuchungen erstreckten sich auch mannigfach auf den Menschen. So studierte Mach die Bewegungsempfindungen bei passiven Drehungen in Selbstversuchen. Auch Breuer stellte Selbstversuche an und erkannte 1874 die Raddrehung der Augen, die seit den ersten Beobachtungen John Hunters 1786 zu zahlreichen Untersuchungen am Menschen geführt hatte [vgl. Ohm[6])] als Teilerscheinung der kompensierenden labyrinthären Augenbewegungen. Crum Brown stellte Drehversuche an Menschen bei verschiedener Kopfstellung an.

In der menschlichen Otologie aber stand der Cochlearapparat im Vordergrunde des Interesses. Den Menschen betreffende weitere Untersuchungen, so z. B. die mehr spekulativ theoretischen Arbeiten v. Cyons[7]), die exakten Untersuchungen über die Bewegungsempfindungen und statischen Täuschungen von Yves Delage, welche von Aubert[8]) wiederholt wurden, die Zusammenstellungen von v. Stein (s. S. 909) und die Untersuchungen Kreidls[9]) über das Fehlen des Drehnystagmus bei Taubstummen, die zu verschiedenen Nachprüfungen [vgl. Frey und Hammerschlag[10])] Veranlassung gaben, vermochten hierin keine Änderung herbeizuführen.

[1]) Ménière, P.: Mémoires sur des lésions d'oreille interne donnant lieu à des symptomes de congestion cérébrale apoplectiforme. Gaz. méd. de Paris 1861, S. 597.

[2]) Goltz: Über die physiologische Bedeutung des Ohrlabyrinths. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 3, S. 172. 1870.

[3]) Hitzig, E.: Über die beim Galvanisieren des Kopfes entstehenden Störungen der Muskelinnervation und der Vorstellung vom Verhalten im Raume. Reichert u. Dubois' Arch. 1871, S. 716.

[4]) Crum-Brown, A.: On the sense of rotation and the anatomy and physiology of the semicircular canals of the internal ear. Journ. of anat. a. physiol. Bd. 14, S. 327. 1874.

[5]) Ewald, J. R.: Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden 1892.

[6]) Ohm, J.: Zur Geschichte des vestibulären Augenzitterns im 19. Jahrhundert. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 57, H. 3 u. 4. 1923.

[7]) de Cyon, E.: Gesammelte physiol. Arbeiten. Berlin 1888.

[8]) Aubert, H.: Physiologische Studien über die Orientierung unter Zugrundelegung von Yves Delage: Etudes expérimentales sur les illusions statiques et dynamiques de direction pour servir à déterminer les fonctions des canaux semicirculaires de l'oreille interne. Tübingen: Laupp 1888.

[9]) Kreidl, A.: Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinthes auf Grund von Versuchen an Taubstummen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 51, S. 119. 1892.

[10]) Frey u. Hammerschlag: Untersuchungen über den Drehschwindel bei Taubstummen. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 48, S. 331. 1904.

Erst nachdem BÁRÁNY[1]) 1905 die kalorische Probe und die Drehung auf dem Drehstuhl in den Untersuchungsgang beim Menschen einführte, setzte eine Fülle von physiologischen und pathologischen Vestibularforschungen beim Menschen ein. Diese erstreckten sich im allgemeinen auf die durch Drehung, kalorische und galvanische Reizung erzeugten reflektorischen Augen- und Körperbewegungen, während die subjektiven Empfindungen außer subtilen Untersuchungen von VAN ROSSEM[2]) und MULDER[3]) aus dem Jahre 1908 in den Hintergrund traten. Erst 1919 wurden diese empfindungsanalytischen Studien von FISCHER und WODAK[4]) wieder aufgenommen.

Unbekannt sind beim Menschen bis jetzt Reflexe auf Progressivbewegungen; auch die Kenntnis von Progressivempfindungen ist noch äußerst gering; das Studium der Lagereaktionen, das durch die Forschung der Utrechter Schule (MAGNUS und DE KLEYN, s. vor. Kap.) zu ganz neuen Fragestellungen geführt hat, ist beim Menschen noch in den Anfängen begriffen.

Allgemeine Bedeutung des Vestibularapparates.

Wie wir aus den Tierexperimenten und den Erfahrungen am Menschen wissen, dient der Statolithen- und Bogengangsapparat der Erhaltung der Statik (statischer Sinn, BREUER). Bei den höherstehenden Tieren wird diese Funktion auch durch optische und sensible (Haut- und Gelenkempfindungen, kinästhetischer Sinn) Einflüsse gewährleistet in einem äußerst komplizierten Gefüge, wie die Untersuchungen von MAGNUS und DE KLEYN[5]) gezeigt haben. In zunehmendem Maße ist das beim Menschen der Fall. Die Wirkung der Statolithen und Bogengänge tritt hier meistens so wenig sinnfällig hervor, daß BÁRÁNY[6]) die Ansicht ausgesprochen hat, der Vestibularapparat des Menschen sei ein in Rückbildung begriffenes Organ. Diese schon von WITTMAACK (l. c. S. 909) zurückgewiesene Annahme erscheint auch uns nicht zutreffend, da wir in solchem Falle stärkere anatomische und physiologische Varietäten erwarten müßten.

Durch das Ineinandergreifen der verschiedenen Sinnesapparate bei der Erhaltung der Statik ist dieselbe um so sicherer gewährleistet; dieser Umstand steht aber hindernd im Wege, wenn wir die Funktion des einzelnen Apparates, in unserem Falle des Vestibularapparates, abgrenzen wollen.

v. CYON[7]) sieht in den Labyrinthen das Organ des Raumsinnes. Die Erregung der Nervenendstellen eines Bogenganges ruft Richtungsempfindungen hervor, die in eine auf die Ebene der beiden anderen Kanäle senkrechte Ebene fallen. Diese Empfindungen sind unbewußt. Sie sind die Grundlage der Vorstellung des dreidimensionalen Raumes. Auf diesen werden die Empfindungen der übrigen Sinnesorgane bezogen. Auch die Zeitfolge entspricht der Richtung hinter uns und vor uns und beruht somit ebenfalls auf einer Richtungsempfindung des Bogengangsapparates.

---

[1]) BÁRÁNY, R.: Untersuchungen über den vom Vestibularapparat des Ohres reflektorisch ausgelösten rhythmischen Nystagmus und seine Begleiterscheinungen. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 40, S. 193. 1906.

[2]) VAN ROSSEM, A.: Gewaarwordingen en reflexen, opgeweckt vanuit de halfcirkelvormige Kanalen. Onderzoek. physiol. lab. Utrecht, 5. Reihe, Bd. 9, S. 151. 1908.

[3]) MULDER, W.: Quantitatieve betrekking tusschen prikkel en effect bij het statisch orgaan. Proofschrift Utrecht 1908.

[4]) WODAK, E. u. M. H. FISCHER: Beiträge zur Physiologie des menschlichen Vestibularapparates. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 58, H. 1, 5, 6, 12. 1924.

[5]) MAGNUS: Körperstellung. Berlin 1924.

[6]) BÁRÁNY: Zur Theorie des Bogengangsapparates. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 45, S. 63. 1911.

[7]) v. CYON: Gesammelte physiol. Arbeiten. Berlin 1888. — v. CYON: Das Ohrlabyrinth als Organ der mathematischen Sinne für Raum und Zeit. Berlin 1908. — v. CYON: Gott und Wissenschaft. Leipzig 1912.

Doch handelt es sich bei den v. Cyonschen Vorstellungen mehr um „ein originelles geistvolles Aperçu“ (Breuer) als um eine bewiesene Hypothese.

Von beiden Labyrinthen gehen dauernde Erregungen aus, die sich unter normalen Verhältnissen das Gleichgewicht halten (Tonuslabyrinth, Ewald). Sobald eine Störung in diesem Gleichgewicht eintritt, sei es durch Reizung oder durch Herabsetzung der Erregung, dann treten Dekompensationserscheinungen (Wittmaack) auf, die in bestimmten Empfindungen und Muskelreaktionen bestehen.

Ist diese Störung in physiologischem Ausmaß durch adäquate Reize verursacht, so daß die labyrinthären Empfindungen mit den entsprechenden der anderen Sinnesorgane übereinstimmen, dann pflegen diese Reaktionen unbewußt abzulaufen und treten nur bei besonderer Aufmerksamkeit und entsprechender Übung ins Bewußtsein.

Besteht aber zwischen den labyrinthären und anderen Sinnesempfindungen eine Inkongruenz, dann treten bei bestimmter Reizstärke meist unlustbetonte Empfindungen auf, die wir als Schwindel zu bezeichnen pflegen.

Der Begriff des Schwindels ist nicht einheitlich [vgl. Leidler[1])]. Als „Schwindelanfall“ wird nicht nur eine Störung des Gleichgewichts, sondern auch Schwarzwerden vor den Augen, Angstgefühl, Kopfdruck, leichtes Ohnmachtsgefühl u. ähnl. bezeichnet [Forster und Güttich[2]), Güttich[3]), Kobrak[4])].

Was die Lage- und Bewegungsempfindungen an sich anlangt, so werden von manchen Autoren diese von einer bestimmten Stärke an als Schwindel angesprochen. Pütter[5]) z. B. sagt: „Die halbkreisförmigen Kanäle des inneren Ohres vermitteln uns die Empfindungen von Drehungen, die der Kopf erfährt, eine Empfindung, die wir bei genügender Intensität als Drehschwindel bezeichnen.“

Andere Autoren hingegen sprechen von Schwindel bei Inkongruenz der von den verschiedenen Sinnesorganen gelieferten statischen Empfindung. So versteht z. B. Hitzig unter Schwindel „die Wahrnehmung der Störungen der Vorstellungen über unser körperliches Verhalten im Raume“; Wollenberg das aus der Täuschung über unser Verhältnis im Raume entstandene vorübergehende Gefühl peinlicher Verwirrung. Brunner (l. c. S. 909) spricht von Dreh„schwindel“, wenn das Gefühl der Drehung nicht einer reellen Drehung entspricht.

Abels wiederum lehnt ab, die einfache Sinnestäuschung als Schwindel zu bezeichnen. „Die einfache Bewegungstäuschung . . ., z. B. das Gefühl des Bewegtseins bei tatsächlich ruhendem Körper, haben wir eigentlich kein Recht schon als solches dem Schwindel zuzurechnen.“ Er fordert das Gefühl des Verwirrtseins in ähnlicher Weise wie Wollenberg und Ewald (Trübung des statischen Bewußtseins) und Bárány, der den Schwindel definiert als „das Gefühl der Benommenheit, verbunden mit den Empfindungen der Scheinbewegungen des eigenen Körpers oder beider zusammen und den Empfindungen und Gefühlen eventueller Üblichkeiten. Erreicht die Benommenheit einen höheren Grad, so tritt Desorientierung im Raume auf.“

Sinnesphysiologisch setzt sich nach Leidler der Schwindel zusammen aus Bewegungswahrnehmungen. Diese können ohne bestimmte Richtungskenntnis einhergehen und nur unbestimmte Bewegungsgefühle darstellen oder in einer bestimmten Richtung erfolgen (systematischer Schwindel nach Hitzig). In diesem Falle haben wir das Gefühl des Gedrehtwerdens oder innerlichen Drehens nach einer bestimmten Richtung, einer Progressivbewegung oder das Gefühl von Hebung und Senkung. Diese Gefühle können im Kopfe oder im übrigen Körper lokalisiert werden oder die Unterlage (Bett, Boden) betreffen. Außerdem können optische Scheinbewegungswahrnehmungen hinzutreten, die meist in einer bestimmten Richtung erfolgen: man hat das Gefühl, daß die ganze Umgebung sich nach einer Seite dreht, hin und her schwankt. Ebenso treten Täuschungen im Gebiete der Lageempfindungen und -wahrnehmungen auf, die Allers als Störungen der räumlichen Erkenntnis bezeichnet.

[1]) Leidler: Der Schwindel. Handb. d. Neurol. d. Ohres v. Alexander-Marburg. S. 553. Berlin-Wien 1924.

[2]) Forster u. Güttich: Über die Bedeutung des Schwindels. Klin. Wochenschr. Jg. 2, S. 1383. 1922.

[3]) Güttich: Der labyr. Schwindel. Med. Klinik Bd. 19, S. 1109. 1923.

[4]) Kobrak: Über das Problem des Schwindels. Klin. Wochenschr. Jg. 3, S. 195. 1924.

[5]) Pütter: Handb. d. Naturwiss. Bd. IX, S. 82, zitiert nach Leidler.

Auch die Schwereempfindung des Kopfes und der Glieder kann sich ändern (Arm-Tonusreaktion, Fischer und Wodak), das Tastgefühl ist abgestumpft (rauhe Flächen erscheinen glatt, Bechterew), Störungen der Temperaturempfindungen können eintreten (Güttich). Alle diese Wahrnehmungen und Empfindungen sind im allgemeinen unlustbetont und können verbunden sein mit Organempfindungen, Beklommenheit der Brust, Übelkeit, Druckgefühl im Magen.

Leidler definiert deshalb den Schwindel als eine Gemütsbewegung spezifischen Charakters, welche immer mit Bewegungswahrnehmungen (bzw. -empfindungen oder -vorstellungen) verbunden ist und in den meisten Fällen Unlust-, seltener Lustcharakter aufweist. Er faßt den Schwindel als eine charakteristische Vestibularreaktion auf, der nur dann auftritt, wenn bei der aus irgendeiner Ursache auftretenden Störung der gesetzmäßigen Zusammenarbeit des das Körpergleichgewicht erhaltenden Mechanismus der Vestibularapparat in irgendeiner Weise mitbeteiligt ist.

Ähnlich bezeichnet Kobrak den Schwindel als einen animal und vegetativ bedingten, den Allgemeingefühlen (Hunger, Durst usw.) verwandten Reizzustand, dessen animaler Anteil durch die auf Selbstbeobachtung begründete Perzeption der gestörten komplexen statischen Automatie mit konsekutiver Verwirrtheit, dessen vegetativer Anteil durch Perzeption des Vagusreizes bedingt ist.

Nach ihm ist, ähnlich wie auch Curschmann[1]) annimmt, vestibularer Schwindel stets richtungsbetont.

Da die Lage- und Bewegungsempfindungen ebenso wie die entsprechenden Muskelreaktionen unter gewöhnlichen Verhältnissen unbewußt verlaufen, so müssen wir, wenn wir die Funktion des Vestibularapparates erkennen wollen, meist zu stärkeren Erregungen greifen.

Wir können unter normalen Verhältnissen solche durch adäquate oder inäquate Reize auslösen. In Anlehnung an die Einteilung Breuers kommen als adäquate Reize Dreh-, Progressivbewegungen und Lageänderungen in Betracht, während als inäquate Reize unter normalen Verhältnissen die kalorische und galvanische Erregung zu nennen sind

Wir werden deshalb im folgenden die bei Dreh- und Progressivbewegungen sowie bei Lageänderungen auftretenden Empfindungen und Reflexe des Menschen darstellen und ihre Zugehörigkeit zu dem Bogengangs- und Statolithenapparat zu analysieren versuchen. Daran anschließend werden die bei thermischer und galvanischer Reizung des Labyrinthes auftretenden Erscheinungen zu besprechen sein.

Adäquate Reize.

I. Bewegungsreaktionen.

A. Drehbewegungen.

1. Drehbewegungsempfindungen.

„Wenn man mit senkrecht gehaltenem Kopfe und gerade vorwärts gerichtetem Blicke sich um die Achse seines eigenen Körpers gleichmäßig umdreht, so scheinen die sichtbaren Gegenstände nach der entgegengesetzten Richtung der Drehbewegung erst langsamer, dann bey fortgesetzter Umdrehung immer schneller sich zu bewegen, bis ihre Umrisse halb ineinander verfließen. Die Bewegung selbst wird von Moment zu Moment leichter, daher man sie unwillkürlich verschnellert, bis auch die verschnellerte der Bewegung der Gesichtsgegenstände nicht nachkömmt, und unsicherer wird. Dabey wird der Kopf eingenommen (wie wenn er mit einem Tuche festgebunden wäre), man fühlt ein unangenehmes Ziehen in den Schläfen, der Stirngegend, den Augenhöhlen, dem Scheitel und dem Hinterhaupte und es meldet sich die Empfindung des Ekels im nerv. Vagus und seinen nächsten Verbindungen. — Wenn man nun plötzlich stehen bleibt, und (sofern es nöthig) sich anhält, so scheinen die sichtbaren Gegenstände noch immer in der selben Richtung sich zu bewegen. Im Körper scheint eine fremde Kraft zu walten, die denselben noch immer nach derselben Richtung mit Gewalt umzudrehen strebt, und der nur durch Muskelanstrengung beym Still-

[1]) Curschmann: Schwindel. Münch. med. Wochenschr. Jg. 71, S. 1243. 1924.

stehen widerstanden wird, dahingegen die Bewegung nach der eben eingeschwungenen Richtung sehr erleichtert ist, und wie halb von selbst fortgesetzt werden kann. Die Eingenommenheit des Kopfes nimmt noch eine Weile zu; das Gehör deckt noch eine leise Betäubung; das Ekelgefühl breitet sich vom Vagus aus in die Zweige der Muskel- und Hautnerven. In der Herzgegend wird Angst und Beklemmung in der Thoraxhöhle gefühlt. Dabey ist ein Pulsiren im ganzen Körper, vorzüglich im Kopfe und den Händen, als den empfindlichsten Theilen. Oft bricht auch ein Schweiß an der ganzen Oberfläche der Haut oder an einzelnen Stellen derselben aus, unangemessen der vorher gegangenen Bewegung.

Nach und nach verschwinden diese Phänomene, und zwar die Bewegung der Gesichtsgegenstände zuerst, sodann das Drehbestreben des Körpers und der Aufruhr im Blute; aber das Ekelgefühl und das unangenehme herumwandelnde Ziehen im Kopfe bleiben noch länger, wobey der Pulsschlag nach und nach langsamer und schwächer wird als gewöhnlich. — Geschieht die Umdrehung mit geschlossenen Augen, so findet die Scheinbewegung der sichtbaren Gegenstände beym Öffnen dennoch statt. — Wenn man nach vorhergegangener Drehung die nächsten Gegenstände betastet und anfaßt, so scheinen diese ebenfalls nach der entgegengesetzten Richtung in Bewegung zu seyn.“

So schildert Purkinje[1]) in seiner 1820 erschienenen Abhandlung die Erscheinungen des Drehschwindels. Und diese Schilderung besteht noch heute in all ihren Punkten zu Recht. Wir sehen aus ihr, daß sich der Drehschwindel zusammensetzt aus einer Scheinbewegung der Umgebung (Augenschwindel) und Scheindrehungen des eigenen Körpers, Störungen der Tastempfindung (Tastschwindel) und bei stärkerer Reizung aus Allgemeinstörungen in Form von Übelkeit, Beklemmung, Schweißausbruch usw.

a) Die Scheinbewegung der Umgebung.

Die Scheinbewegung der Umgebung tritt beim Drehen mit offenen Augen auf, jedoch erst von einer bestimmten Geschwindigkeit an:

„Wenn man beym Anfange des Sichumdrehens genau auf sein Gesichtsfeld achtet, so beharren die Gegenstände erst in relativer Ruhe, indem das Auge durch seine Bewegungen, die sich vermöge der Drehung des Körpers immerfort ändern, die Raumverhältnisse derselben ausgleicht. Bald aber fangen die Augenmuskeln an zu ermüden und starr zu werden ... sie folgen nicht mehr in gleichem Maße der Drehung des Körpers, sondern nur absatzweise, indem die Gegenstände jetzt bewegt, jetzt ruhend erscheinen; endlich hört auch dieser Kampf auf, und das unwillkürlich fixierte Auge bewegt sich gleichmäßig mit dem übrigen Körper, indes die sichtbaren Gegenstände nach entgegengesetzter Richtung immer schneller umlaufen, jedoch nicht durchaus gleichmäßig, indem das Auge noch von Zeit zu Zeit an einzelnen schwach haften bleibt, und dadurch eine Retardirung der Scheinbewegung, aber keinen völligen Stillstand hervorbringt.... Wenn man beym Sichdrehen gleich anfangs die Augen fixiert, z. B. durch starres Anblicken eines nahe dem Auge gehaltenen Fingers, so vertritt dies die oben bemerkte krampfhafte Fixierung des Auges und die sichtbaren Gegenstände drehen sich sogleich der Bewegung des Körpers gemäß und ihre Bewegung wird nur dann wieder ungleichmäßig, wenn man das fixierte Auge wieder freyläßt.“ (Purkinje.)

Die Scheinbewegung der Umgebung während der Drehung beruht also auf der Veränderung des optischen Bildes — deshalb von Darwin, welcher 1795 die ersten Untersuchungen über den Drehschwindel anstellte, als Augenschwindel bezeichnet —: Wenn die Augen in den Augenhöhlen feststänaen, dann würde der Raum sich in umgekehrtem Sinne zu drehen scheinen (Versuchsanordnung von Purkinje mit fixierten Augen). Da sich Augenzuckungen einstellen, deren Geschwindigkeit sich nach der Drehgeschwindigkeit des Körpers richtet, so empfinden wir keine Scheinbewegung, solange beide Geschwindigkeiten gleich sind. Dreht sich aber der Körper schneller, dann kann der Nystagmus nicht folgen: Es tritt deshalb Scheinbewegung entgegengesetzt der Drehrichtung ein [Delage, zitiert auf S. 910 (Aubert)].

[1]) Purkinje, J.: Beiträge zur näheren Kenntniß des Schwindels aus heautognostischen Daten. Med. Jahrb. d. k. k. österr. Staates, Bd. 6, 2. Stück, S. 79. Wien 1820.

Wie aus der Schilderung von Purkinje hervorgeht, tritt auch nach dem Anhalten eine Scheinbewegung der Umgebung auf. Während aber Purkinje und später Hitzig[1]), Hering[2]) und Breuer[3]) angeben, daß die Scheinbewegung der äußeren Gegenstände entgegengesetzt der Richtung der stattgehabten Drehung verlaufe, beschreiben Helmholtz[4]) und Delage (zitiert auf S. 910) eine solche in der gleichen Richtung der vorhergehenden Drehung. Nagel[5]) empfindet überhaupt keine Scheindrehung, Bárány scheinen sich nach dem Anhalten die Gegenstände hin- und herzubewegen. Dittler[6]) hat über die Scheinbewegung mit einem Spaltbilde Versuche angestellt:

Er drehte die Versuchspersonen im verdunkelten Raume und ließ sie nach dem Anhalten einen vertikal stehenden, leuchtenden Spalt in 1,5 m Entfernung ansehen mit der Aufforderung, den Spalt nicht zu fixieren, sondern lediglich die Aufmerksamkeit den Vorgängen am Spaltbilde zuzuwenden. Alle Versuchspersonen sahen direkt nach der Drehung sich den Lichtspalt flimmernd so lebhaft bewegen, daß sie weder einen bestimmten Bewegungstypus, noch Richtung oder Geschwindigkeit angeben konnten. Bei Abnahme der Schnelligkeit des Nystagmus trat eine langsamere Scheinbewegung entgegengesetzt der ursprünglichen Drehung (gleichgerichtet der Nachdrehungsempfindung) und ein rascheres Zurückschnellen in die Ausgangslage ein. Diese phasischen Scheinbewegungen, die um die scheinbare Mediane des Körpers stattfanden, wurden allmählich kleiner, bis Ruhe eintrat.

Diese Resultate decken sich also mit den Beobachtungen von Bárány. Unter normalen Verhältnissen aber ist, wie Breuer mit Recht betont, das Verhalten Báránys eine Ausnahme. Und die analogen Resultate Dittlers beruhen nach Brunner (zitiert auf S. 909) auf den von der Norm abweichenden Versuchsbedingungen, die trotz der Absicht, die Fixation auszuschließen, diese gerade besonders bedingt haben.

Bei den meisten Personen tritt nach dem Anhalten zweifellos die Scheinbewegung der Umgebung entgegengesetzt der Drehrichtung ein. Sie kommt dadurch zustande, daß das bei der langsamen Bewegung des Bulbus aufgenommene optische Bild sich auf dem Augenhintergrunde im Sinne der langsamen Komponente bewegt, bei Projektion nach außen dagegen im entgegengesetzten Sinne (Wittmaack, zitiert auf S. 909). Bei Blick nach der Richtung, in der die Scheinbewegung und der Nystagmus erfolgt, verstärkt sie sich und wird bei entgegengesetzter Blickrichtung abgeschwächt.

Wenn somit die Scheinbewegung der Umgebung zweifellos von den Augenbewegungen abhängig ist, so ist im einzelnen ihre Entstehung doch noch nicht geklärt. Denn jede Bulbusbewegung ist durchaus nicht immer von Scheinbewegungen der Umwelt begleitet:

Wenn wir den Blick über die Gegenstände unserer Umgebung schweifen lassen, dann sehen wir bekanntlich die Gegenstände in Ruhe; umgekehrt erscheinen sie uns bewegt, wenn sie bei ruhendem Blick durch das Gesichtsfeld bewegt werden. Beide Male gleitet das Bild der Gegenstände in gleicher Weise über die Netzhaut der Augen; der Unterschied besteht darin, daß im ersten Falle die Augen stillstehen, im zweiten einen Bewegungsimpuls erhalten. Dieser Bewegungsimpuls muß also irgendwie mit einer Änderung der Raumwerte unseres Sehorgans verknüpft sein.

[1]) Hitzig: Der Schwindel. 2. Aufl. von Ewald u. Wollenberg. Wien u. Leipzig 1911.
[2]) Hering, E.: Beitr. z. Physiol. Heft 1, S. 30. Leipzig 1861.
[3]) Breuer u. Kreidl: Über die scheinbare Drehung des Gesichtsfeldes während der Einwirkung einer Zentrifugalkraft. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 70, S. 494. 1898.
[4]) Helmholtz, zitiert nach Bárány-Wittmaack: zitiert auf S. 909.
[5]) Nagel, W.: Die Lage-, Bewegungs- und Widerstandsempfindungen. Handb. d. Physiol. Bd. III, S. 734. 1905.
[6]) Dittler, R.: Über die Raumfunktion der Netzhaut und ihre Abhängigkeit usw. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 52, S. 274. 1921.

Da nach mehrfachen Erfahrungen der Spannungszustand der Augenmuskeln an sich eine Raumumstimmung nicht bewirkt (Mach u. a.), so nahm Helmholtz den Willensimpuls als bestimmend an, Wundt glaubte an eine zentrale Miterregung der sensorischen Zentren durch den Willensimpuls.

Hering suchte die Ursache in der mit der Augenbewegung verknüpften bewußten Verlegung unserer Aufmerksamkeit auf einen neuen Blickpunkt, und Hillebrand hielt schon das Vorstadium der Augenbewegung, in welchem deren Zielpunkt von der Aufmerksamkeit erfaßt ist, für ausreichend [vgl. Koellner[1])].

Untersuchungen von Koellner haben ergeben, daß mit jeder Innervation für die Augenbewegung, einerlei ob sie willkürlich oder unwillkürlich erfolgt, eine entsprechende sensorische (raumunbestimmte) Valenz verknüpft ist, wie schon Tschermak annahm. Die Raumumstimmung ist von der Schnelligkeit der Augenbewegungen abhängig. Koellner fand, daß bei langsamem Nystagmus (60—80 Zuckungen in der Minute) eine solche eintritt, während bei schnellen Schlägen (mehr als 180 Zuckungen in der Minute) die Umstimmung ausbleibt. Bei oscillierenden Augenbewegungen verschmelzen offenbar von einer gewissen Frequenz an die dauernden gegensinnigen Raumumstimmungen zu einem einheitlichen mittleren Umstimmungswert. Als Resultante in diesem Sinne faßt Koellner eine von ihm bei Anfällen von rotatorischem Nystagmus beobachtete Schräglage des Nachbildes auf, ebenso wie die seitliche Ablenkung des Nachbildes während des horizontalen Drehnystagmus.

Dittler (zitiert auf S. 915) und Kreidl und Gatscher[2]) fanden nämlich, daß ein vor der Drehung durch eine Glühlinie erzeugtes Nachbild (Tschermak) während der Drehung bei geschlossenen Augen nicht die nystagmischen Hin- und Herbewegungen macht (Hering), sondern ruhig nach der der Drehrichtung entgegengesetzten Seite steht. Nach dem Anhalten wandert es mit der Nachdrehungsempfindung nach der anderen (also der Reizdrehung gleichgerichteten) Seite und rückt nach dem Aufhören der Drehnachempfindung in die Mittellinie.

Die seltenere Empfindung der Scheinbewegung nach dem Anhalten gleichsinnig der ursprünglichen Drehung (Helmholtz, Delage) kommt zustande, wenn die vom Vestibularapparat ausgelöste Eigendrehempfindung im Vordergrunde steht (Wittmaack, Brunner). In diesem Falle ruft die nach dem Anhalten entgegengesetzt gerichtete Scheindrehung des eigenen Körpers, auf die Umgebung übertragen, den Eindruck einer der Reizdrehung gleichgerichteten Bewegung der Umgebung hervor.

b) Die Scheindrehung des eigenen Körpers.

Exakter ist die Scheindrehung des eigenen Körpers zu beobachten. Allerdings müssen wir optische Eindrücke ausschließen durch Verbinden der Augen, Einschließen der Versuchsperson in einen sich mitdrehenden Kasten (Mach) oder Ausschaltung der optischen Einwirkung durch Vorhalten eines Spiegels (Delage). Ebenso wichtig ist die Vermeidung aktiver Muskelaktionen, welche nicht nur die Beobachtung erschweren und die Aufmerksamkeit ablenken, sondern auch den Reaktionsablauf beeinflussen. Breuer hat sich deshalb nach aktiver Drehung in einen bequemen Sessel geworfen und die Eigenbewegung beobachtet. Noch feiner ist die Prüfung, wenn man passive Drehungen anwendet. Mach verwandte einen drehbaren Rahmen, in welchem wiederum drehbar ein Kasten angebracht war, der die Versuchsperson aufnahm. v. Stein (ähnlich Aubert) benutzte eine große Drehscheibe. Neuerdings werden im allgemeinen Drehstühle der verschiedensten Konstruktionen verwandt, teils mit Handantrieb (Bárány u. a.), teils mit elektrischem Antrieb (Mulder, van Rossem, Voss u. a.).

[1]) Koellner, H.: Scheinbewegungen beim Nystagmus und ihr diagnostischer Wert. Arch. f. Augenheilk. Bd. 93, S. 130. 1923. — Koellner, H.: Über die Abhängigkeit der räumlichen Orientierung von den Augenbewegungen. Klin. Wochenschr. Jg. 2, S. 482. 1923. — Koellner, H.: Wandlungen und Fortschritte der Lehre von den physiol. Grundlagen der räumlichen Orientierung. Ebenda Jg. 2, S. 1293. 1923.

[2]) Kreidl u. Gatscher: Versuche über den Nachweis der Augendeviation bei Drehung und Kalorisierung. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 57, S. 683. 1923.

Ein solcher von Güttich[1]) gestattet verschiedene abmeßbare Einstellung des Kopfes . Fischer und Wodak[2]) verwandten zur exakten Einstellung des Kopfes ein Beißbrettchen.

Drehempfindung während der Drehung mit aufrechter Kopfstellung.

Mach fand, daß eine gleichförmige Drehung nicht wahrgenommen wird, sondern daß wir nur die Beschleunigung oder Verlangsamung einer Drehung empfinden. „Man empfindet nicht die Winkelgeschwindigkeit, sondern die Winkelbeschleunigung."

Über die Reizschwelle der Drehempfindung hat 1908 van Rossem[3]) Untersuchungen angestellt:

Auf einer elektrisch angetriebenen Drehscheibe wurde im Mittel eine Drehgeschwindigkeit von 1°36′ wahrgenommen, die in höchstens $^1/_{45}$ Sek. erreicht wurde. Daraus ergibt sich, daß bei kurzen Drehungen die Beschleunigung 80° in der Sekunde betragen muß, wenn sie eben eine Drehungsempfindung hervorrufen soll. Als Reaktionszeit der Drehempfindung ermittelte er 0,8 Sekunden. Läßt man die Beschleunigung längere Zeit, mindestens durch eine Sekunde (also ungefähr die Reaktionszeit) einwirken, dann tritt nach Mulder[4]), der die Untersuchungen von van Rossem fortsetzte, die Empfindung einer gleichmäßigen Drehung auf, wenn die Beschleunigung mindestens 2° in der Sekunde beträgt, bei 3° tritt schon die Empfindung einer beschleunigten Drehung auf.

Wird die Drehung längere Zeit gleichmäßig fortgesetzt, dann erlischt nach einiger Zeit die Drehempfindung völlig (Mach, Breuer, van Rossem, Fischer und Wodak). Ebenso erlischt diese bei gleichmäßiger Beschleunigung. Nach Fischer und Wodak besteht in diesem Stadium nicht, wie Breuer annahm, ein Ruhezustand des Labyrinthes, sondern ein allonomes Gleichgewicht, das bei Einwirkung einer noch so geringen negativen Beschleunigung (Verlangsamung der Drehung) sofort gestört ist und eine Drehempfindung in umgekehrter Richtung auslöst.

Nach Mach Breuer ist die Drehempfindung während der Drehung dadurch bedingt, daß durch die Beschleunigung beim Beginn der Drehung die Endolymphe in den Bogengängen zurückbleibt (Remanenz), so daß eine der Drehrichtung entgegengesetzte Strömung eintritt. Bei aufrechter Drehung in Kopfhaltung ist die Strömung am stärksten in den horizontalen Bogengängen, da diese am meisten in der Drehebene stehen. Bei anhaltender gleichmäßiger Drehgeschwindigkeit erreicht die Endolymphe allmählich dieselbe Geschwindigkeit wie der knöcherne Bogengang, steht also nach einiger Zeit relativ zu diesem still.

Die Nervenerregung kommt nach Mach-Breuer dadurch zustande, daß die Cupula durch die Endolymphströmung eine Verlagerung erfährt. Solange diese anhält, dauert die Erregung fort. Strömt die Endolymphe nicht mehr. dann richtet sich die Cupula infolge ihrer Elastizität wieder auf, die Erregung erlischt.

Schmaltz (vgl. S. 929) nimmt nicht die Cupulaverbiegung als reizauslösenden Faktor an, sondern glaubt, daß am Rande der Cupula eine ständige Diffusion zwischen der Endolymphe des Bogenganges und der Lymphe der Nervenendigungen stattfinde, so daß sich in der Ruhe ein symmetrischer Schleier von Endolymphe um die Cupula lagert, in dem die Konzentration gegenüber derjenigen im übrigen Bogengange verändert ist. Endolymphströmung bewirkt eine asymmetrische Verschiebung dieses Schleiers und eine asymmetrische Veränderung der Diffusionsgeschwindigkeit. Auf dieser beruhe die Nervenerregung.

[1]) Güttich: Ein neuer Drehstuhl. Passows Beitr. Bd. 7, S. 471. 1914.

[2]) Wodak u. Fischer: Zur Verminderung der Nausea bei Vestibularisreizung. Münch. med. Wochenschr. Jg. 69, S. 400. 1922.

[3]) van Rossem, A.: Gewaarwordingen en reflexen, opgewekt vanuit de halfcirkelvormige Kanalen. Onderzoek. physiol. laborat. Utrechtsche Hoogeschool, 5. Reihe, Bd. 9, S. 151. 1908.

[4]) Mulder, W.: Quantitatieve Betrekking tusschen Prikkel en Effect bij het statisch Orgaan. Proofschrift, Utrecht 1908.

Shambaugh[1]) hält die Cupula für unbeweglich und teilt der Perilymphe die ausschlaggebende Rolle für die Bewegung der Endolymphe zu.

Im Gegensatz zu Mach-Breuer fanden Delage (1886) und Aubert (1888) (zitiert auf S. 910), daß auch eine gleichmäßige Drehbewegung empfunden wird, wenn sie eine Geschwindigkeit von 1° 20′ besitzt. Auch Warrer[2]) fand 1895, daß eine Geschwindigkeit von 1° in 1 Sekunde empfunden würde.

Bei dieser Empfindung der gleichförmigen Drehbewegung dürften neben Erregungen der Otolithen durch Zentrifugalkraft sensible Empfindungen der Haut usw. eine Rolle spielen. Denn Cemach und Kestenbaum[3]) fanden bei intelligenten Taubstummen mit unerregbaren Labyrinthen Drehempfindung während der Drehung mit geschlossenen Augen. Auch ändert sich bei verschiedenen Kopfstellungen die Drehempfindung während der Drehung nicht (s. S. 921).

Während Aubert (zitiert auf S. 910) und Abels[4]) nicht immer eine bestimmte Richtung der Drehempfindung angeben konnten, beschreiben Fischer und Wodak[5]) stets Drehempfindung entgegengesetzt der wirklichen Drehung und bestreiten, daß es überhaupt eine Drehempfindung ohne eine bestimmte Drehrichtung gäbe.

Drehempfindung bei Kopfstellungsänderungen während der Drehung.

Kopfstellungsänderungen während der Drehung im Adaptationszustande, d. h. wenn während einer gleichmäßigen Drehung die Drehempfindung erloschen ist, lösen neue Drehempfindung nur aus, wenn die Änderung ein gewisses Schnelligkeitsminimum überschreitet (Fischer und Wodak). Die Beobachtung ist durch heftige Nausea sehr erschwert. Die Drehempfindung tritt ein in der Richtung, welche einem peripheren Reizvorgang entspricht, der dem ursprünglichen entgegengesetzt ist.

Dreht man z. B. in erster Hauptlage (vgl. S. 920) links herum bis zum Erlöschen der Drehempfindung und neigt während der Drehung den Kopf um 90° nach der linken Schulter, dann stehen beide äußeren Bogengänge senkrecht. Die Drehempfindung tritt dann in vertikaler Ebene ein, entgegengesetzt dem ursprünglichen Reizvorgang, also von vorn-unten nach hinten-oben.

Diese Beobachtung beweist, daß während der Drehung nicht nur sensible Einflüsse die Drehempfindung hervorrufen, sondern daß die charakteristische Richtungsempfindung von den gereizten Bogengängen abhängig ist.

Die Drehnachempfindung nach Drehung mit aufrechter Kopfstellung.

Beim plötzlichen Anhalten tritt sofort das Gefühl der Gegendrehung auf, deren Geschwindigkeit anfangs sehr groß, allmählich mehr und mehr nachläßt (Mach, Aubert-Delage, van Rossem). Über diese Drehempfindung haben die Untersuchungen von Fischer und Wodak wesentliche Aufklärungen gebracht:

[1]) Shambaugh: The structure and function of the crista ampularis. Ann. of otol. etc. Bd. 32, S. 443. 1923.

[2]) Warrer: Sensations of Rotation. Psychol. review Bd. 2, S. 273. 1895; zit. nach Holsopple: Journ. of comp. psychol. Bd. 3, S. 283. 1923.

[3]) Cemach u. Kestenbaum: Experimentelle Untersuchungen über Drehnystagmus und Drehempfindung. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 57, S. 137. 1923.

[4]) Abels, H.: Über Nachempfindungen im Gebiete des kinästhetischen und statischen Sinnes. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 43, S. 268. 1906.

[5]) Wodak u. Fischer: Beiträge zur Physiologie des menschlichen Vestibularapparates. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 58, H. 1, 5 u. 6. 1924. (Daselbst auch Angabe der früheren Arbeiten.)

Wird man auf einem Drehstuhl mit geschlossenen Augen zehnmal gedreht in ca. 10 Sekunden, während der Kopf um 15° nach vorne gebeugt gehalten wird, so daß die horizontalen Bogengänge annähernd horizontal stehen, dann tritt nach plötzlichem Anhalten das Gefühl von 6—8—10 völligen Gegendrehungen auf (1. negative Phase). Einige Sekunden danach folgt eine der ursprünglichen Reizdrehung gleichgerichtete Drehempfindung: die Versuchsperson glaubt in einem Winkel von ca. 180—360° gedreht zu werden. „Alsbald empfindet sie eine merkwürdige Behinderung, welche sie, trotz Weiterbestehens der Drehempfindung, nicht mehr weiter vorwärtskommen läßt oder, m. a. W., die Versuchsperson hat eine Drehempfindung und bleibt trotzdem mit ihrem Vorstellungsraum an der gleichen Stelle" (1. positive Phase). Nach kurzer Ruhe tritt eine neue, der ersten Drehempfindung gleichgerichtete Drehempfindung auf (2. negative Phase), die nach kurzer Ruhe wieder von einer 2. positiven Phase abgelöst wird usw. So findet ein rhythmischer Ablauf der Drehempfindung mit stetem Richtungsumschlag statt, bis zu einer Gesamtdauer von ca. 15 Minuten. Die Drehgeschwindigkeit der einzelnen Phasen wird immer kleiner, die Zwischenstadien subjektiver Ruhe werden immer länger, bis die Empfindung aufhört.

Der Phasenablauf ist im Prinzip der gleiche nach 5 und nach mehr als 10 Umdrehungen; doch scheinen 10 Umdrehungen in 8—12 Sek. ein gewisses Reizoptimum darzustellen.

Abb. 211. Schematische Darstellung des periodischen Phasenablaufes der Drehempfindungen nach 10maliger Rechtsdrehung (nach Fischer und Wodak). *DCV* = Dextrocircularvection, *SCV* = Sinistrocircularvection, *I*+, *II*+ usw. = 1., 2. usw. positive Phase, *I*—, *II*— usw. = 1., 2. usw. negative Phase.

Bei kurzen Drehungen, wie sie im gewöhnlichen Leben meist vorkommen, ruft das Anhalten keine Drehnachempfindung hervor (Delage, van Rossem, Abels, Ewald u. a.). Auch Fischer und Wodak konnten bei kurzen Drehungen bis zu ca. 200° keine erste negative Phase konstatieren, wohl aber waren die anderen Phasen kurz aber typisch vorhanden. Bei Kreisbewegungen über 200° trat eine schwache erste negative Phase in Erscheinung, die an Stärke und Geschwindigkeit um so mehr zunahm, je größer der bei der Kreisbewegung durchlaufene Sektor war. Diese Erscheinungen konnten Fischer und Wodak sowohl bei langsamen (Winkelgeschwindigkeit bis zu 60°) wie raschen Kreisbewegungen (Winkelgeschwindigkeit von ca. 240°) feststellen. Verschiedentlich trat bei raschen Drehungen statt der ersten negativen Phase keine subjektive Ruhe, sondern eine positive Phase auf.

Diese Untersuchungen von Fischer und Wodak bilden eine Bestätigung der schon von Bárány und Abels[1]) angenommenen zentralen Auslösung der Drehnachempfindung. Besonders wichtig ist der Nachweis, daß auch nach kurzen Drehungen Nachreaktionen auftreten. Gerade das vermeintliche Fehlen von Nacherscheinungen nach kurzen Drehungen hatte Mach und Breuer zu der Annahme geführt, daß der Drehempfindung eine periphere Labyrintherregung zugrunde liege: der bei Beginn der Drehung erfolgende Endolymphstoß werde durch den beim Anhalten auftretenden entgegengesetzt gerichteten Endolymphstoß kompensiert, so daß eine Nachempfindung nicht zustande komme. Aus den Untersuchungen

[1]) Abels, H.: Ist der Nachschwindel im Endorgan oder nervös bedingt? Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 45, S. 85. 1907.

von Fischer und Wodak geht aber hervor, daß nach kurzen Drehungen nur die erste negative Phase fehlt. Fischer und Wodak geben hierfür folgende Erklärung: Der Bogengangsapparat spricht, wie Mach festgestellt hat, nur auf Beschleunigung an. Somit geht eine Erregung nur vom Beginn und vom Aufhören der Drehbewegung aus, beide Male mit entgegengesetzten Vorzeichen; während der Dauer der gleichförmigen Drehung hingegen tritt keine Bogengangsreizung auf (Mach). Die Erregung wird jedesmal zentral weitergeleitet und hat eine erhebliche Nachdauer (Abels). Nach kurzen Kreisbewegungen tritt jedesmal ein Wettstreit zwischen den beiden gegenseitigen Empfindungen des Beginns und Aufhörens der Drehung ein. Halten sich die zentrale Nachdauer der Anfangserregung und die Enderregung die Wage, dann können sie sich gegenseitig aufheben (Ausfall der 1. negativen Phase); überwiegt (bei schnellen, kurzen Drehungen) die Nachdauer der Anfangserregung, dann werden wir eine positive Phase direkt nach dem Anhalten bekommen; bei längeren Drehungen überwiegt nach dem Anhalten die Enderregung, so daß wir die 1. negative Phase bekommen.

In diesem Sinne sprechen auch die Untersuchungen Mulders (zitiert auf S. 917) über die Verschmelzung und gegenseitige Aufhebung von Drehempfindungen bei kurz dauernden unterbrochenen Drehreizen.

Dieser empfand bei einer Drehgeschwindigkeit von 24° pro Minute die wirkliche Drehung, das Anhalten und die entgegengesetzte Scheindrehung, wenn die Dauer der Drehperiode und des Stillstandes 0,9 Sekunde betrug; bei einer Dauer von 0,7 Sekunde fühlt man sich abwechselnd in der Drehrichtung und entgegengesetzt gedreht, ohne das Anhalten zu bemerken; bei einer Dauer von 0,4 Sekunden fühlt man gar keine Drehung, sondern glaubt dauernd stillzustehen. Zu größeren Geschwindigkeiten gehörten kürzere Perioden, um die Empfindung des Stillstehens hervorzurufen.

Mulder nimmt eine periphere Aufhebung der Reize wegen der langen Reaktionszeit (0,8 Sekunde) an, Bárány hingegen eine zentrale Aufhebung in subcorticalen (Kleinhirn-)Zentren; auch Fischer und Wodak denken, wie eben erwähnt, an zentrale Aufhebung, die sie allerdings ins Großhirn verlegen.

Die Drehnachempfindung nach Drehung in verschiedenen Kopfstellungen.

Die Drehempfindungen sind verschieden je nach der Stellung, welche der Kopf während der Drehung einnahm. Fischer und Wodak haben gefunden, daß es drei Lagen gibt, in denen nach dem Anhalten in allen Phasen reine Horizontaldrehempfindungen auftreten; diese bezeichnen sie als „Hauptlagen".

Bei systematischer Untersuchung einer Person ergab sich als erste Hauptlage eine Stellung des Kopfes 7—8° nach vorn gebeugt, d. h. eine annähernde Horizontalstellung der beiden horizontalen Bogengänge; die anderen Hauptlagen waren dadurch charakterisiert, daß in ihnen je zwei korrespondierende Vertikalkanäle (also je ein oberer und hinterer) in der Horizontalebene standen.

Die Nachempfindung dauert bei Drehung in den beiden letzten Hauptlagen wesentlich kürzer als in der ersten Hauptlage, eine Beobachtung, die sich mit solchen van Rossems deckt, der das Minimum perceptibile der Vertikalkanäle geringer als das der Horizonalkanäle fand.

Bei anderen Kopfstellungen („Nebenlagen") sind die Drehempfindungen kompliziert und durch einen doppelten Phasenablauf gekennzeichnet.

Wird z. B. der Kopf senkrecht gestellt (Beißbrett wagerecht), dann tritt während der Linksdrehung eine angenähert horizontale Drehempfindung nach links auf. Nach dem Anhalten setzt eine Drehempfindung rechts herum ein von links-hinten-unten nach rechts-vorn-oben, die sich nach einiger Zeit bei fortbestehender Rechtsdrehempfindung in eine solche von links-hinten-oben nach rechts-vorn-unten umkehrt. Währenddessen kehrt sich die Rechtsdrehempfindung in eine Linksdrehempfindung um, so daß die Drehung jetzt von rechts-vorn-unten nach links-hinten-oben zu gehen scheint. Diese wandelt sich bei fortbestehender Linksdrehempfindung wieder in eine solche von rechts-vorn-oben nach links-hinten-unten um usw. Es laufen also Drehempfindungen nach rechts und links-herum (horizontale Phasen) gemischt mit auf- und abwärtsgerichteten (vertikalen Phasen) ab. Die Vertikalphasen sind stets kürzer und nicht immer gleich deutlich ausgeprägt.

Auch bei anderen Kopfstellungen mit Ausnahme der Hauptlagen zeigen sich nach der Drehung deutlich zwei verschiedene unabhängig voneinander laufende Phasen, deren Auffindung aber bei manchen Kopfstellungen (z. B. vor- oder rückwärtsgebeugtem Kopfe) sehr schwer sein kann. Während der Drehung hingegen ist die Empfindung fast rein horizontal.

Aus diesen Untersuchungen folgern Fischer und Wodak, daß bei Drehung mit aufrechtem Kopfe die Horizontaldrehempfindungen von den horizontalen Bogengängen herrühren, während die Vertikaldrehempfindungen von den vertikalen Bogengängen stammen. In der ersten Hauptlage z. B. wird nur in den horizontalen Bogengängen ein Reizvorgang erzeugt, der zu einer Horizontaldrehempfindung führt, während die vertikalen Bogengänge pessimal gestellt sind, so daß in ihnen entweder kein Reizvorgang oder nur ein solcher entsteht, der zum Hervorrufen einer Drehempfindung nicht ausreicht. Daß während der Drehung (und oft auch in der ersten negativen Phase) trotz beliebiger Kopfstellungen die Drehempfindung doch fast immer mehr oder weniger horizontal ist, führen Fischer und Wodak auf haptosensible Eindrücke zurück, die während der Drehung die Bogengangsempfindungen unter Umständen verfälschen oder modifizieren.

Verhalten der Drehnachempfindung bei Bewegungen des Kopfes nach der Drehung.

Schon Darwin (zitiert auf S. 909) war bekannt, daß bei Kopfbewegungen nach der Drehung sich die Drehnachempfindung ändert. Purkinje (zitiert auf S. 914) fand bei aktiven Drehungen, daß nach dem Anhalten „der Durchschnitt des Kopfes (als einer Kugel), um dessen Achse die erste Bewegung geschieht, die Scheinbewegung bei jeder nachfolgenden Lage des Kopfes unveränderlich bestimmt". Dieses Gesetz wurde von Mach (zitiert auf S. 909) auch für passive Drehungen gültig gefunden und von Aubert-Delage (zitiert auf S. 910) bestätigt.

Nach den Untersuchungen von Fischer und Wodak (zitiert auf S. 918) gilt dieses Purkinjesche Gesetz aber nur bei Kopfbewegungen während der ersten negativen Phase. Beugt man z. B. nach Drehung in erster Hauptlage während der ersten negativen Phase den Kopf nach vorn, dann ändert sich die Drehnachempfindung in dem eben genannten Sinne: aus der Horizontaldrehempfindung wird eine Vertikaldrehempfindung. Bei weiterer Beobachtung aber treten ähnlich wie bei Stellung des Kopfes in den „Nebenlagen" auch Horizontaldrehempfindungen wieder auf, die völlig unabhängig von der Vertikaldrehempfindung laufen und stets länger sind als diese. Es ergibt sich also, daß die Drehempfindungsebene abhängig ist von der Stellung des gereizten Bogenganges im Raume, daß hingegen „die Bogengänge keine spezifische Energie in dem Sinne besitzen, daß etwa die Externi nur horizontale, die anderen Bogengänge nur vertikale Zirkular-Vektionen[1]) (Scheindrehungen) zu vermitteln imstande sind". Alle diese Phänomene treten auch auf, wenn die Kopfstellungsänderung nicht durch Beugen und Neigen des Kopfes, sondern durch Stellungsänderung des gesamten Körpers bewirkt wird, sind also unabhängig von haptosensiblen Eindrücken, speziell des Halses.

Wird die Kopfstellungsänderung nach der ersten negativen Phase vorgenommen, dann tritt keine Änderung der Drehempfindung ein. Das Purkinjesche Gesetz gilt also nur für die erste negative Phase.

[1]) Wodak und Fischer sprechen von Vektionen (Bewegungen) und unterscheiden Zirkular- und Linearvektionen. Bezüglich der Bewegungsrichtung sprechen sie von Vektorialität oder Sinn der Vektion. Unter Celerität verstehen sie die scheinbare Geschwindigkeit und unter Intensität die Empfindungsqualität, den Ausdruck eines eigenartigen Widerstandsgefühls, so daß die Versuchsperson einmal in einem dichteren, dann in einem dünneren Medium glaubt fortbewegt zu werden.

Die Erklärung sehen Fischer und Wodak darin, daß die erste negative Phase nicht nur — wie die anderen Phasen — durch den zentralen Erregungsablauf bestimmt wird, sondern auch durch einen peripheren Reizvorgang, der durch die negative Winkelbeschleunigung beim Anhalten zustande kommt und sich, wenn die Kopfstellung nach dem Anhalten nicht verändert wird, zu dem zentralen negativen Nachbilde addiert (Abels, zitiert auf S. 918). Durch Änderung der Kopfstellung direkt nach dem Anhalten hingegen tritt eine Trennung des vom Beginn der Drehung herrührenden zentralen Nachbildes und der beim Anhalten hervorgerufenen Drehempfindung ein. Diese verläuft mit ihren Nachbildern in einer anderen Ebene (vertikal) wie die erste (horizontal), so daß die geschilderte Empfindung gleichzeitiger, unabhängig voneinander verlaufender horizontaler und vertikaler Phasen zustande kommt.

Bei Kopfstellungsänderung nach kurzen Drehungen tritt diese Trennung der Anfangserregung (bei Beginn der Drehung) von der Enderregung beim Anhalten ebenfalls deutlich ein:

Bei Kopfstellungsänderung nach schneller Drehung bis 120° fanden Fischer und Wodak nur eine kurze positive Nachdauer der Anfangserregung; zwischen 120—270° trat bei Änderung der Kopfstellung auch eine Vertikalempfindung als positive Nachdauer der Enderregung auf. Bei größeren Bewegungen als 270° kamen die negativen Phasen hinzu. Bei Kopfstellungsänderung nach langsamen Kreisbewegungen trat Vertikalempfindung (als positive Erregungsnachdauer) nach 60° Ausmaß auf, nach 90° Ausmaß trat die erste negative Phase hinzu.

Das Zentrum der Drehempfindung.

Über das Zentrum der Drehempfindung wissen wir nichts Sicheres, um so mehr, als die cerebropetalen Bahnen des Vestibularis auch anatomisch noch absolut unsicher sind. Es besteht die Möglichkeit, daß von den Vestibularisendkernen (Nucleus triangularis und angularis Bechterew) Fasern zum Mittelhirn (Fasciculi Foreli) ziehen und von hier aus Verbindungen mit dem Schläfenlappen bestehen [vgl. Marburg[1]) und Held[2])].

c) Der Tastschwindel.

Ein weiteres Grundphänomen bei der Drehung ist die Scheinbewegung der im Tastraume befindlichen ruhenden äußeren Gegenstände (Tastschwindel von Purkinje) und die Änderung der Schwereempfindung des Körpers. Hierher rechnet Brunner (zitiert auf S. 909) auch alle durch die Körpersensibilität vermittelten Täuschungen, die sich auch auf die Lage des eigenen Körpers beziehen (z. B. die Lateropulsion).

Hält man nach aktiver Drehung still, indem man sich an irgend etwas festhält, so scheinen sich die betasteten Gegenstände in umgekehrter Richtung zu bewegen. Auch diese Scheinbewegung ist in der für die Drehempfindung angegebenen Weise von der Kopfstellung abhängig (Purkinje zitiert auf S. 921).

Streicht man während der Rotation einen feststehenden Gegenstand (z. B. horizontale Streifen an der Decke über der Versuchsperson), so meint man, daß er mit großer Geschwindigkeit in entgegengesetzter Richtung rotiert [Tomaszewicz[3])].

Am eigenen Körper tritt das Gefühl der Scheindrehung bei ruhiger Kopfhaltung am meisten in den Körperteilen auf, welche man zum Stützen braucht,

[1]) Marburg: Entwicklungsgeschichte, makroskopische und mikroskopische Anatomie des Nerv. cochl., vestib. usw., in Handb. d. Neurol. d. Ohres von Alexander-Marburg, S. 287ff. Berlin-Wien 1924.

[2]) Held: Die anatomische Grundlage der Vestibularisfunktionen. Passows Beitr. Bd. 19, S. 305. 1923.

[3]) Tomaszewicz, A.: Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinths. Inaug.-Dissert. 1877; zitiert nach v. Stein (zitiert auf S. 909).

z. B. beim Stützen der Hände auf eine Stuhllehne in Händen und Füßen, beim Sitzen im Gesäß (Tomaszewicz).

Hierher gehört auch die Beobachtung von Bechterew[1]), daß während des Schwindels rauhe Flächen glatt erscheinen und die Angabe von Brünings[2]), daß bei der taktilen oder haptischen Bestimmung der vertikalen Empfindung während des Drehschwindels starke Vertikaltäuschungen eintreten.

Inwieweit der Tastschwindel mit den Labyrinthen zusammenhängt, darüber fehlen bisher exakte Untersuchungen. Der Zusammenhang mit der Eigendrehempfindung und die Beobachtung Purkinjes, daß der Tastschwindel sich mit der Kopfstellung ändere, spricht dafür, daß es sich ebenfalls um eine Bogengangsreaktion handelt.

d) Änderung der Vertikalempfindung.

Schon Purkinje (zitiert auf S. 914) beobachtete auf der Scheibe eines Karussells stehend, daß während der Drehung die ganze Scheibe des Karussells nach der Seite stark geneigt erscheint. Mach (zitiert auf S. 909) schloß die Versuchsperson in einen Papierkasten ein, auf dessen Innenseite sich ein vertikaler Strich befand. Drehte er jetzt in einiger Entfernung von der Rotationsachse, dann glaubte die Versuchsperson, sobald die Rotationsgeschwindigkeit konstant geworden war und die Drehempfindung aufgehört hatte, dauernd samt dem Kasten seitwärts geneigt zu sein und hielt ein mitgedrehtes Pendel, das je nach der Stärke der Drehung um 10—20° ausschlug, für vertikal. Mach schloß daraus, daß „man die Richtung der resultierenden Massenbeschleunigung empfindet und diese für die Vertikale hält". 1891 wiederholte Kreidl[3]) diese Versuche von Mach an Taubstummen und fand bei solchen, die keinen Drehnystagmus bekamen, auch keine Änderung der Vertikalempfindung eintreten, während 71 Normale mit einer Ausnahme einen Zeiger bei 11 Umdrehungen in der Minute konstant um $8^1/_2{}^\circ$ von der Vertikalen von innen-oben nach außen-unten geneigt einstellten.

Mach und Breuer beschreiben, daß beim Durchfahren starker Krümmungen in der Eisenbahn mit der dem Höhenunterschiede der Schienen und der Krümmung entsprechenden Geschwindigkeit die Häuser und Bäume schief erscheinen, während bei jeder anderen Geschwindigkeit der Wagen schief, hingegen die Bäume und Häuser gerade erscheinen.

Bei allen diesen Beobachtungen sind die Labyrinthe exzentrisch zum Drehmittelpunkt eingestellt. Brünings[2]) untersuchte deshalb die optische Vertikalempfindung bei konzentrischer Einstellung der Labyrinthe. Die Beobachtungen wurden mit dem „Vertikometer" gemacht: Ein Lupenrohr mit drehbarem feinen Spalt wird lichtdicht auf das Auge gesetzt. Die Versuchsperson stellt den Spalt vertikal ein. Er fand bei reiner Bogengangserregung durch Drehung auf dem Drehstuhl mit konzentrischer Einstellung der Labyrinthe keine Veränderung der optischen Vertikalen.

Aus diesen Versuchen ergibt sich, daß allein die Zentrifugalkraft als Ursache für die Veränderung der Vertikalempfindung in Betracht kommt, deren Angriffspunkt im inneren Ohre liegen muß. Breuer nimmt eine Einwirkung von Druck oder Zug auf die Maculae der Otolithen an, welche die Empfindung der Stellung des Kopfes in bezug auf die Vertikale (nur bei gleichzeitiger Rotationsempfindung) und die Progressivempfindung vermittelt. Abels (zitiert auf S. 918) bezeichnet diese

[1]) Bechterew: zitiert nach v. Stein.

[2]) Brünings, W.: Untersuchungen über die Vertikalempfindungen. Dtsch. otol. Ges. 1912, S. 132.

[3]) Kreidl: Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinths auf Grund von Versuchen an Taubstummen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 51, S. 119.

Empfindung der Zentrifugalkraft als „Umschwungsempfindung", eine Bezeichnung, die von Breuer abgelehnt wird, und weist darauf hin, daß auch bei Drehung auf dem Drehstuhl, wo beide Labyrinthe symmetrisch exzentrisch stehen, die Zentrifugalkraft einwirkt. Auf diese führt er die Vorstellung der Drehgeschwindigkeit zurück, hingegen auf die Wirkung der Winkelbeschleunigung die Empfindung der Drehrichtung und Geschwindigkeitsänderung. Bei länger anhaltender, gleichförmiger Rotation tritt eine Trennung dieser beiden Empfindungen ein: die Drehung wird „vergessen" (Mach), und nur die Zentrifugalkraft löst die Änderung der Vertikalempfindung und das Gefühl des Zuges nach einer Seite aus.

Vielleicht ist diese Änderung der optischen Vertikalempfindung nicht direkt durch die Labyrintherregung, sondern durch gleichzeitig erfolgende Augenbewegungen hervorgerufen [Alexander und Bárány[1])].

Breuer und Kreidl (zitiert auf S. 915) konnten nämlich während der Drehung eine Rollung der Augen feststellen, die 8° betrug. Diese könnte an sich eine Änderung der optischen Vertikalempfindung um diesen Betrag bedingen. Eine rein labyrinthäre Vertikalempfindungsänderung müßte sich zu diesem Betrag hinzuaddieren; man würde dann also eine stärkere Abweichung, nicht aber nur eine solche von $8^1/_2{}^\circ$ feststellen müssen (Alexander und Bárány).

Im einzelnen aber erheben sich hier wieder die oben erwähnten (S. 915) Schwierigkeiten für die Frage, unter welchen Bedingungen diese Augenstellungsänderungen mit einer Änderung der Raumvorstellung verknüpft sind. Hier sei nur nochmals erwähnt, daß Brünings bei mechanischer Drehung des Bulbus keine Änderung der optischen Vertikalen feststellen konnte.

e) Andere subjektive Reaktionen.

Von anderen subjektiven Reaktionen bei und nach der Drehung seien noch Angst-, Beklemmungsgefühl mit kaltem Schweißausbruch, Übelkeit, die sich bis zum Erbrechen steigern kann, u. ä. angeführt. Diese vasovegetativen Störungen kommen nach Kohnstamm durch Übergreifen des labyrinthären Reizes auf die medullären Vaguskerne zustande. Diese Symptome sind individuell sehr verschieden vorhanden, bei normalen Personen pflegen sie sich nur nach stärkeren Drehreizen einzustellen.

Besonders treten sie in Erscheinung, wenn Kopfbewegungen während der Drehung und beim Anhalten während der Dauer des Nachnystagmus ausgeführt werden. Fischer und Wodak (zitiert auf S. 917) haben deshalb vorgeschlagen, zur Verminderung oder Verhütung der Nausea den Kopf durch ein Beißbrettchen zu fixieren. Diese Beobachtung spricht dafür, daß die Übelkeit im wesentlichen durch Otolithenreizung bedingt ist. Wojatschek[2]) führt auch die Seekrankheit auf solche Otolithenreizungen zurück. Im gleichen Sinn zu deutende Selbstbeobachtungen teilt Bárány mit. Für einen solchen Zusammenhang sprechen auch Beobachtungen von Güttich[3]). Bei Drehung auf dem von ihm konstruierten Drehstuhl, welcher eine exakte konzentrische und exzentrische Einstellung des Kopfes gestattet[4]), fand er, daß manche Personen, die bei zentraler Kopf-

[1]) Alexander u. Bárány: Psychophysiologische Untersuchungen über die Bedeutung des Statolithenapparates usw. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 37, S. 321. 1904.

[2]) Wojatschek: Einige neue Erwägungen über das Wesen der Seekrankheit. Passows Beitr. Bd. 2, S. 336. 1909.

[3]) Güttich: Beiträge zur Physiologie des Vestibularapparates. Passows Beitr. Bd. 7, S. 1. 1914.

[4]) Güttich: Ein neuer Drehstuhl. Passows Beitr. Bd. 7, S. 471. 1914.

stellung 10 Umdrehungen gut vertrugen, schon nach 3—4 Drehungen Empfindungen des Übelseins bekamen, wenn man sie in extrem peripherer Kopfstellung rotierte.

2. Drehreaktionen auf die Augen.

Drehen wir uns mit offenen Augen herum, so treten von einer gewissen Geschwindigkeit an synchrone Zuckungen beider Augen auf: beide Augen bewegen sich mehrfach langsam entgegengesetzt der Drehrichtung und zucken schnell in die Mittelstellung zurück (Nystagmus).

Außer diesem Rucknystagmus, bei dem man oft nur die schnelle Komponente erkennen kann, und dessen Richtung nach der schnellen Bewegung benannt wird, kommt beim Menschen auch ein „undulierender" oder „Pendelnystagmus" vor [Raehlmann[1]), Uhthoff[2])]. Dieser ist durch zwei gleich schnelle Hin- und Herbewegungen des Bulbus charakterisiert. Doch wird bei labyrinthärer Erregung nur Rucknystagmus beobachtet.

Ohm[3]) nimmt allerdings an, daß der labyrinthäre Nystagmus ursprünglich ein Pendelnystagmus sei, der nur dadurch immer die Erscheinungen des Rucknystagmus annehme, weil die angewandten Reize stets zu stark sind. Schon die geringe Reizsteigerung, die mit einer Blickverschiebung von der Mitte um 10—20° zur Seite verbunden ist, genügt, Pendel- in Ruckzittern umzuwandeln." Gegen diese Annahme scheint uns zu sprechen, daß man auch bei ganz langsamen Drehungen durch die geschlossenen Augenlider stets nur Rucknystagmus zu fühlen vermag (ebenso Brunner).

Der Rucknystagmus wird nach der Richtung der schnellen Komponente benannt (nur Högyes verwendet die umgekehrte Bezeichnung).

a) Nystagmus während der Drehung.

Der Nystagmus während der Drehung schlägt in der Drehrichtung.

Bei offenen Augen tritt er erst von einer gewissen Geschwindigkeit an auf, da er bei langsamer Drehung durch Fixation gehemmt wird.

Allerdings haben Cemach und Kestenbaum[4]) mitgeteilt, daß Normale im dunkeln Raum, also ohne Fixation, bei schwacher Rotbeleuchtung während kurzer Drehungen keinen Nystagmus erkennen ließen. Doch hat Bartels[5]) dieses Ausbleiben des Nystagmus bei Labyrinthnormalen mit offenen Augen im Dunkelraum während kurzer Drehungen nicht bestätigt, sondern auch hier Nystagmus gesehen. Auch konnte er an den isolierten Augenmuskeln nach Bulbusenucleation während kurzer Drehungen Zuckungen feststellen. Wir selbst haben bei einem Kriegsverletzten mit doppelseitiger Bulbusexenteration während kurzer Drehungen deutlichen Nystagmus der Augenprothesen beobachten können. Auch Blinde bekommen, wie sowohl Bartels als auch Cemach und Kestenbaum mitteilen, bei kurzen Drehungen deutlichen Nystagmus. Die Beobachtungen von Frenzel[6]), der bei

---

[1]) Raehlmann, E.: Über den Nystagmus und seine Ätiologie. v. Graefes Arch. f. Ophth. Bd. 24, S. 237. 1878.

[2]) Uhthoff: Über die Augensymptome bei den Erkrankungen des Nervensystems. Handb. d. Augenheilk. Bd. II, S. 11. 1915.

[3]) Ohm, J.: Zur Lehre vom Augenzittern. Jahrb. f. Kinderheilk. Bd. 88, S. 6. 1918.

[4]) Kestenbaum u. Cemach: Zur Theorie des Bewegungsnystagmus. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 2, S. 442. 1922. — Cemach u. Kestenbaum: Experimentelle Untersuchungen über Drehnystagmus und Drehempfindung. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 57, S. 137. 1923. — Cemach u. Kestenbaum: Zur Mechanik des Drehnystagmus. Zeitschrift f. Ohrenheilk. Bd. 82, S. 117. 1922. — Cemach: Zur Frage des Bewegungsnystagmus. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 3, S. 237. 1922 (Kongreßbericht). — Cemach: Zur Frage des Drehnystagmus unter der Bartelschen Brille. Ebenda Bd. 5, S. 38. 1923. — Cemach: Bemerkungen zu den Bemerkungen des H. Prof. Bartels. Ebenda S. 50.

[5]) Bartels: Über Drehnystagmus mit und ohne Fixation. v. Graefes Arch. f. Ophth. Bd. 110, S. 426. 1922. — Bartels: Bemerkungen zur Theorie des Bewegungsnystagmus von Kestenbaum und Cemach. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 5, S. 48. 1923. Bartels: Der Drehnystagmus nach Ausschaltung der Fixation. Ebenda Bd. 5, S. 131. 1923.

[6]) Frenzel: Nystagmusbeobachtung während der Drehung. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 12 (Kongreßber.), S. 637. 1925. — Frenzel: Beiträge zur Theorie und Methodik der thermischen Vestibularerregung. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 113, S. 233. 1925.

Normalen durch eine starke Konvexbrille, hinter welcher die Augen der Versuchsperson durch zwei kleine Lämpchen geblendet waren, während kurzer Drehungen Nystagmus demonstrierte, sind nicht durchaus beweisend, da die Brille die Fixation nicht absolut verhindert.

Schaltet man die Fixation aus durch Augenschließen, dann tritt auch bei langsamer Drehung deutlicher Nystagmus auf, den man am einfachsten durch die geschlossenen Augenlider fühlen kann.

Am leichtesten fühlt man die Bulbusbewegungen an sich selbst, indem man Zeige- und Mittelfinger auf die geschlossenen Augenlider legt. (Darwin, Purkinje, Breuer u. a.). Die Palpation an anderen ist bei kurzen und langsamen Drehungen einfach ausführbar, wenn man sich hinter die auf einem Drehschemel oder Drehstuhl sitzende Versuchsperson stellt, so daß die Ellenbogen des Untersuchers vor den Schultern der Versuchsperson liegen, und Zeige- und Mittelfinger auf den geschlossenen Augenlidern ruhen läßt. Man fühlt dann bei kurzen Drehungen deutlich auch im Dunkeln, wo jede Lichtwirkung durch die geschlossenen Lider wegfällt, Zuckungen der Bulbi.

Abb. 212. Prüfung des Nystagmus durch Palpation während kurzer und langsamer Drehung.

Für die klinische Untersuchung, wenn kein Drehstuhl oder Drehschemel vorhanden ist, kann man bequem in folgender Weise vorgehen [Grahe[1])]:

Man umfaßt an dem dem Arzte gegenüberstehenden Patienten fest die Schläfen mit beiden Händen und legt lose die Kuppen der Daumen in die inneren Augenwinkel auf die geschlossenen Lider des Patienten. Durch Aufstützen der Ellenbogen auf die Brust des Patienten zwingt man diesen bei den kurzen Drehungen die Schulter mitzubewegen und vermeidet so möglichst Bewegungen des Kopfes gegen den Körper (Abb. 212).

Ebenso kann man mit dem Phonendoskop, das auf die geschlossenen Augenlider gesetzt wird, die Nystagmusschläge hören.

Zur exakten Bestimmung des Nystagmus sind auch die verschiedensten graphischen Methoden angegeben worden [vgl. Ohm[2])].

Es wurden Saugglöckchen (Majewski), Elfenbeinschälchen (Berlin), Gipsformen einer künstlichen Hornhaut (Delabarre) auf die Hornhaut oder Glas- oder Aluminiumkapseln mit einem Ausschnitt für die Cornea auf den Bulbus (Orschansky) gelegt, die durch Fäden oder Hebel die Bewegungen des Bulbus auf eine berußte Trommel schreiben. Andere nehmen als Ansatzpunkt die Augenlider: so Ohm, der Hebel durch Heftpflasterstreifen am oberen Augenlid befestigt, oder Majewski, der einen Papierstreifen am oberen Lid anbringt. Grünberg[3]) befestigt eine kleine Pelotte auf dem geschlossenen Augenlid, deren Bewegungen durch rechtwinklige Hebel aufgeschrieben werden. Wotzilka[4]) überträgt die Augenbewegungen durch einen Hebel auf eine Mareysche Kapsel und von dieser durch einen Schreiber auf ein Kymographion. Direkte pneumatische Übertragung durch Mareysche Kapseln wendet de Buys in seinem Pneumonystagmographen an, bei dem die Gummikapsel auf die geschlossenen oberen Lider gesetzt wird; Schackwitz brachte die Kapsel schläfenwärts,

[1]) Grahe: Funktionsprüfung des Vestibularapparates durch Drehschwachreize. Ges. südwestdtsch. Hals-, Nasen- u. Ohrenärzte Frankfurt a. M., Oktober 1924. Folia oto-laryngol. 1925 u. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- und Ohrenheilk. Bd. 11. S. 391. 1925.

[2]) Ohm: Untersuchung des Augenzitterns, in Handb. d. Neurol. d. Ohres v. Alexander-Marburg, Bd. I, S. 1089. Berlin-Wien 1924.

[3]) Grünberg: Über eine neue einfache Methode der Nystagmographie. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 7, S. 382. 1924.

[4]) Wotzilka: Ein neuer klinisch verwendbarer Nystagmograph. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 8, S. 93. 1924.

Wiemer auf der Hornhaut an. Andere Methoden übertragen die Bewegungen eines Lichtstrahles, welche photographiert werden (Orschansky). Die genaueste Prüfung stellt die Kinematographie des Auges dar, während auf das Auge irgendein helles, scharf begrenztes Licht geworfen wird (Coppez, Pinaroli, Ohm), oder die kinematographische Schattenphotographie (Majewski). Schließlich hat man auch beim Menschen die Aktionsströme herangezogen, welche bei Ableitung von je einem Kupferpol aus dem inneren und äußeren Winkel des cocainisierten Auges durch Augenbewegungen entstehen (Schott).

Alle diese Registrationen der Augenbewegungen kommen nur für besondere Untersuchungen in Frage. Auch haben alle Apparate mit Ausnahme desjenigen von de Buys „das Arbeitszimmer ihrer Erfinder noch nicht verlassen" (Ohm).

Dreht man die Versuchsperson auf einem Drehschemel oder Drehstuhl sitzend oder indem man sie bequem breitbeinig vor sich hinstellt und die Augenbewegungen in der oben angegebenen Weise palpiert, in ca. 3 Sekunden um 90°, dann fühlt man im Durchschnitt 5—7 regelmäßige Nystagmusschläge in der Drehrichtung. Doch kommen auch unter normalen Verhältnissen geringere und höhere Zuckungszahlen vor. Bei normalen Labyrinthen sind diese während der Rechts- und Linksdrehung gleich (Grahe, zitiert auf S. 926).

Cemach und Kestenbaum (zitiert auf S. 925) haben behauptet, daß diese Nystagmusschläge während kurzer Drehungen bei geschlossenen Augen nichts mit dem Vestibularapparat zu tun hätten, sondern durch mechanisches Zurückbleiben der Bulbi bedingt seien. Sie fühlten nämlich auch bei labyrinthär unerregbaren Taubstummen bei geschlossenen Augen Bulbuszuckungen während kurzer Drehungen. Auch Wodak[1]) teilt mit, daß er bei einem Kranken mit unerregbaren Labyrinthen Augenzuckungen bei kurzen Drehungen fühlen konnte, die aber sich von den Zuckungen bei Normalen unterschieden[2]).

Güttich[3]) fand zwar bei Patienten, die infolge Facialislähmung ein Auge nicht völlig schließen konnten, bei Augenschluß während der Drehung dieses Auge stillstehen, hingegen Nystagmus aufweisen bei geöffneten Augen. Doch ist, wie er selbst hervorhebt, die Methode nicht geeignet, um feinschlägigen Nystagmus, wie er hinter den geschlossenen Lidern auftritt, erkennen zu können.

Eigene Untersuchungen an vestibular unerregbaren Taubstummen ließen während kurzer und langsamer Drehungen durch Palpation der geschlossenen Augen keinen Nystagmus erkennen. Da auch Labyrinthkranke Ungleichheiten der Nystagmusschläge bei Rechts- und Linksdrehung aufweisen, während Labyrinthnormale, wie schon erwähnt, die gleiche Anzahl Schläge fühlen lassen, so folgt, daß dieser Palpationsnystagmus bei kurzen und langsamen Drehungen doch mit der Funktion der Labyrinthe im Zusammenhang steht.

In demselben Sinne spricht auch eine Beobachtung von Cemach und Kestenbaum, daß ein blindes, taubstummes Mädchen bei kurzen Drehungen keine Augenbewegungen erkennen ließ.

Auch Dohlmann[4]) fand bei einem unerregbaren Taubstummen nur unregelmäßige Augenbewegungen bei geringer Drehung, hingegen beim Normalen schon bei einer Winkelbeschleunigung von 1° in $^1/_{15}$ Sekunde Augenbewegung in Richtung der langsamen Komponente.

Die abweichenden Beobachtungen von Cemach und Kestenbaum sind wahrscheinlich durch Hals- oder Beckenreflexeinwirkungen zu erklären.

Den Einfluß von Kopfdrehungen auf den Tonus der Augenmuskeln (Halsreflexe) kennen wir (außer den Tierexperimenten von Magnus und de Kleyn) auch aus Beobachtungen am Menschen: An Säuglingen sah Bárány Rumpfdrehungen bei festgehaltenem Kopfe Augenbewegungen auslösen. Dasselbe

[1]) Wodak: Physiologie des Vestibularapparates am Menschen. Folia oto-laryngol. II. Tl. Ref.: Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. u. Rhino-Laryngol. Bd. 23, S. 251. 1925.

[2]) Bei weiterer Nachprüfung zeigte es sich, daß während der Drehung kein Nystagmus bestand (Diskussionsbemerkung in Vers. dtsch. Hals-, Nasen- u. Ohrenärzte in München, Mai 1925).

[3]) Güttich: Über die Entstehungsursache des Nystagmus während langsamer Drehung. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 10, S. 148. 1924.

[4]) Dohlmann: Physikalische und physiologische Studien zur Theorie des kalorischen Nystagmus. Acta oto-laryngol., Suppl. V. Upsala 1925.

beobachtete Voss[1]). Wir selbst konnten bei Erwachsenen feststellen, daß Kopfbeugen nach vorn den Nystagmus verlangsamt, Kopfbeugen nach hinten ihn verstärke, daß Seitendrehung des Kopfes den Drehnachnystagmus für die Gesamtdrehung in Richtung der Kopfdrehung verlängert [Grahe[2])] (vgl. Änderung des Vorbeizeigens durch Kopfstellungsänderungen S. 945).

Aber auch Beckenreflexe auf die Augen können Nystagmus bedingen. So fanden wir bei einem vestibular unerregbaren Taubstummen Nystagmus sowohl durch Palpation wie hinter der Frenzelschen Brille, wenn wir ihn bei Vermeidung von Drehungen des Kopfes gegen den Körper stehend im Becken hin und her drehten. Saß oder stand der Patient hingegen auf einem Drehschemel oder Drehstuhl, dann standen die Augen während der Drehung still. Bewegte man die gestreckten Beine des sitzenden Patienten, dann traten besonders bei Bewegungen nach außen Augenzuckungen auf. Daraus folgt, daß Bein-Beckenbewegungen Nystagmus hervorrufen können [vgl auch Goldstein[3])].

Auch hinter der undurchsichtigen Brille (Abels) wie beim Aufsetzen einer Brille mit starken Konvexgläsern (Bartels) sind während kurzer Drehungen Nystagmusschläge zu beobachten. Beim Zustandekommen dieser Zuckungen spielen aber optische Einflüsse eine wesentliche Rolle. Cemach und Kestenbaum konnten nämlich dabei auch an Taubstummen mit unerregbaren Labyrinthen Augenzuckungen feststellen, eine Beobachtung, die Bartels bestätigt hat und die auch wir gemacht haben. Allerdings nehmen wir nicht wie Cemach und Kestenbaum an, daß diese Zuckungen ausschließlich optisch bedingt sind, sondern stimmen Bartels zu, der neben optischen auch vestibulare Erregungen bei diesen kurzen Drehungen annimmt.

Ebenso verhält es sich mit dem Nystagmus bei mehrfachen Drehungen. Seinen Zusammenhang mit den Labyrinthen bei geschlossenen Augen bewies Kreidl[4]), indem er hinter der Versuchsperson auf einem an einem Seile hängenden Brette sitzend die Augenbewegungen durch die geschlossenen Lider palpierte. Er fand, wenn das Brett durch Torquierung des Seiles in Drehung versetzt wurde, bei Normalen deutliche Augenzuckungen, während Taubstumme sie in einem hohen Prozentsatze vermissen ließen. Diese Untersuchungen wurden mehrfach mit ähnlichem Resultat nachgeprüft [vgl. Frey und Hammerschlag[5])].

v. Stein versuchte auf einer großen Drehscheibe mit dem Patienten sitzend den Nystagmus während der Drehung bei offenen Augen als Labyrinthsymptom zu verwerten, doch spielen hierbei wie bei den kurzen Drehungen optische Momente eine wesentliche Rolle.

Wenn die Drehung gleichmäßig bleibt, dann hört bei Ausschaltung optischer Einwirkungen durch Schließen der Augen oder Einschließen der Versuchsperson in einen sich mitdrehenden Kasten der Nystagmus nach einiger Zeit auf. Bárány gibt an, daß derselbe sistiert nach der 4.—6. Umdrehung, wenn die Umdrehungsgeschwindigkeit pro 360° 3—4 Sekunden beträgt, nach ca. 20 Umdrehungen bei

[1]) Voss: Geburtstrauma und Gehörorgan. Ges. südwestdtsch. Hals-, Nasen- u. Ohrenärzte. Folia oto-laryngol. II. Tl. Ref.: Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. u. Rhino-Laryngol. Bd. 24, S. 16. 1925.

[2]) Grahe: Halsreflexe und Vestibularreaktion beim Menschen. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 3 (Kongreßber.), S. 550. 1922.

[3]) Goldstein: Über induzierte Veränderungen des Tonus. Acta oto-laryngol. Bd. 7, S. 13. 1921.

[4]) Kreidl: Beitrag zur Physiologie des Ohrlabyrinthes auf Grund von Versuchen an Taubstummen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 51, S. 119. 1892.

[5]) Frey u. Hammerschlag: Untersuchungen über den Drehschwindel bei Taubstummen. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 3, S. 331. 1904.

einer Geschwindigkeit von einer Sekunde pro 360°. De Buys[1]), welcher den Nystagmus mit seinem Nystagmographen aufschrieb, fand den Nystagmus bei einer Umdrehungsgeschwindigkeit von 2 Sekunden nach der 16. -17. Umdrehung aufhören. Nach einigen Sekunden absoluten Stillstehens der Augen sah er bei fortgesetzter gleichmäßiger Drehung einen dem primären Drehnystagmus entgegengesetzt gerichteten einsetzen („invertierter Nystagmus"), der bis 220 Sekunden andauerte. Frey und Hammerschlag fanden analog, daß der Nystagmus bei der Drehung am torquierten Seile sowohl im Beginn als auch am Schluß deutlicher war als auf der Höhe der Drehung, wenn die Bewegung eine gleichförmigere ist.

Daraus folgt, daß nicht die Drehung an sich den Nystagmus auslöst, sondern die Veränderung der Drehgeschwindigkeit.

Nach Mach-Breuer kommt derselbe dadurch zustande, daß bei Beginn der Drehung die Endolymphe gegenüber dem knöchernen Teile des Bogenganges zurückbleibt (Remanenz). Es tritt dadurch eine Endolymphströmung entgegengesetzt der Drehung ein. Diese Endolymphströmung bewirkt eine Verbiegung der Cupula, welche die langsame Komponente des Nystagmus auslöst. Sobald sich die Endolymphe mit derselben Geschwindigkeit wie der knöcherne Bogengang bewegt, also relativ zu diesem stillsteht, richtet sich die Cupula infolge ihrer Elastizität wieder auf. Daher sehen wir bei gleichmäßiger Fortsetzung der Drehung den Nystagmus nach einiger Zeit aufhören.

Schmaltz[2]) hat die Mach-Breuersche Theorie modifiziert. Er glaubt, daß nicht die Verbiegung der Cupula den Nervenreiz darstelle, sondern daß zwischen den Nervenendstellen und der Endolymphe ein Konzentrationsgefälle bestehe, das sich dauernd auszugleichen strebe. Daher bestehe um die Cupula, durch deren „Kanäle" er sich die Diffusion vor sich gehen denkt, eine Randzone veränderter Konzentration. Beim Auftreten einer Endolymphströmung werde dieser Randschleier mehr oder weniger fortgespült, es trete eine Änderung des Konzentrationsgefälles und damit eine Nervenerregung auf.

Die Schmaltzsche Theorie hat zweifellos etwas außerordentlich Bestechendes: ohne Schwierigkeit erklärt sie die Dauererregung der Labyrinthe, welche durch die Mach-Breuersche Theorie nicht erklärt werden kann; denn die von Ewald angenommene Flimmerbewegung der Cupula erscheint äußerst unwahrscheinlich. Sie vermag auch die lange Dauer des Drehnystagmus während einer gleichmäßigen Drehung wie nach dem Anhalten besser zu erklären als die Theorie der Cupulabewegung, bei der eine Schwingungsdauer von 20 Sek. und mehr unwahrscheinlich ist. Auch die direkte Beobachtung der Cupulabewegung beim Frosch durch Kompression des Bogenganges, wie sie Steinhausen[3]) zu demonstrieren vermochte, braucht nicht ohne weiteres gegen die Schmaltzsche Theorie zu sprechen.

Andererseits aber erscheint uns durch die Schmaltzsche Theorie nicht erklärbar, daß nach kurzen Drehbewegungen kein Nachnystagmus feststellbar ist. Wenn der Nystagmus durch Asymmetrie des Diffusionsschleiers um die Cupula ausgelöst wird und die Dauer des Nystagmus sich dadurch erklärt, daß diese Symmetrie langsam durch Diffusion wieder zustande kommt, dann müßte auch nach kurzen Drehungen, welche deutlichen Nystagmus während der Drehung auslösen — also eine Verschiebung des Diffusionsschleiers bewirken —, die Wiederherstellung der Symmetrie einige Zeit dauern und so lange Nachnystagmus auftreten.

Die Anschauung von Biehl[4]), daß als Reiz bei der Drehung nicht Endolymphströmung, sondern Druck- und Fliehkraft in Betracht komme, kann man durch folgende Untersuchung widerlegen [Grahe[5])]:

Dreht man einen einseitig Labyrinthlosen in der üblichen Weise, so daß die Medianlinie des Körpers mit der Drehachse zusammenfällt, das funktionierende Labyrinth also

[1]) de Buys: Über die Nystagmographie beim Menschen. Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 9, S. 57. 1910. — de Buys: Notations graphiques du nystagmus vestibulaire pendant la rotation. La presse otolaryngol. belge, Mai 1909. — de Buys: Beitrag zum Studium des Drehnystagmus. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 12, S. 675. 1913.

[2]) Schmaltz: Versuche zu einer Theorie des Erregungsvorganges im Ohrlabyrinth. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 207, S. 125. 1925.

[3]) Steinhausen: Cupulabewegung beim Frosche. Biol. Abend, Frankfurt a. M. Klin. Wochenschr. Jg. 4, S. 853. 1925.

[4]) Biehl: Auswirkende Kräfte im Ohr. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 1, S. 392. 1922.

[5]) Grahe: Otologische Diagnostik. Folia-oto-laryngol. II. Tl. Ref.: Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. u. Rhino-Laryngol. Bd. 21, S. 116. 1923.

exzentrisch liegt, dann tritt Nachnystagmus in der üblichen entgegengesetzten Richtung auf. Stellt man darauf den Kopf so, daß das funktionierende Labyrinth exzentrisch nach der anderen Seite eingestellt ist (Drehachse *lateral* vom Ohr), so müßte Nachnystagmus in der Drehrichtung eintreten, also entgegengesetzt dem ersten Versuche, wenn Zentrifugalkraft wirksam wäre. Denn die Wirkung der Fliehkraft erstreckt sich einmal von der Medianlinie des Körpers weg, beim zweiten Male nach der Medianlinie des Körpers hin. Es tritt aber derselbe Nystagmus auf wie bei der ersten Drehung, ein Beweis, daß Endolymphströmung wirksam ist. Denn diese tritt beide Male in der gleichen Richtung ein (nach Rechtsdrehung rechts herum).

Wittmaack[1]) nimmt in den Bogengängen Strömung, in den Ampullen Druckwirkung und dadurch verschiedene Entfaltung der Cupula an.

Daß nur die langsame Komponente des Nystagmus vom Labyrinth ausgelöst ist, vermögen wir auch beim Menschen nachzuweisen dadurch, daß in der Narkose bei vestibularer Reizung nur die langsame Deviation der Augen auftritt, während die schnelle Komponente ausbleibt [Bárány, Ruttin[2])].

Über die Auslösungsstelle der schnellen Phase des Nystagmus liegen beim Menschen keine sicheren Beobachtungen vor. Die labyrinthäre Genese der schnellen Komponente, welche Breuer, Maupetit und ursprünglich auch Bárány annahm, ist nach den eben genannten Beobachtungen unhaltbar. Rejtö[3]) hat die rasche Komponente von dem Otolithenapparate abgeleitet, ohne dieselbe zu beweisen. Andere Autoren glauben an eine zentrale Auslösung durch ein rhythmisch funktionierendes Blickzentrum (Mach, Bárány u. a.), dessen Existenz aber von anderen (Bleuler und Marburg) wiederum bestritten wird. Wieder andere leiten die schnelle Komponente von einem corticalen Zentrum ab [Bartels[4]), Rosenfeld[5]) u. a.], dessen Erregung von den Augenmuskeln aus über den Trigeminus erfolgt. Brunner[6]) nimmt einen direkten Reflexbogen von den sensiblen Fasern der Augenmuskeln zu den motorischen Augenmuskelkernen an. Doch konnte de Kleyn[7]) im Tierversuch auch nach Lähmung der sensiblen Nerven der Augenmuskeln noch typischen Nystagmus auch mit schneller Phase auslösen.

b) Der Drehnachnystagmus.

Bei plötzlichem Anhalten tritt ein dem Nystagmus während der Drehung entgegengesetzt gerichteter Drehnachnystagmus auf, dessen schnelle Komponente also der Drehrichtung entgegengesetzt schlägt. Da dieser leichter zu beobachten ist und bei seiner Entstehung optische Einflüsse nicht in Betracht kommen, so hat er für die Untersuchung der Vestibularapparate eine große Bedeutung erlangt.

Sowohl aus Tierexperimenten wie aus der Beobachtung einseitig labyrinthloser Menschen wissen wir nämlich, daß bei der Drehung nicht beide Labyrinthe gleichmäßig erregt werden.

Einseitig labyrinthlose Menschen zeigen nach jeder Drehung entsprechend gerichteten Nachnystagmus. Doch ist die Dauer nach der Drehung zur labyrinthlosen Seite (also nach Linksdrehung bei fehlendem linken Labyrinthe) bedeutend länger als nach umgekehrter Drehung. Nach Bárány soll sich die Dauer des Nachnystagmus wie 1 : 2 verhalten. Ruttin[8]) fand, daß der horizontale Nachnystagmus nach der gesunden Seite (nach Drehung zur kranken Seite) 15 bis

[1]) Wittmaack: Erregungsvorgang im Vorhof-Bogengangsapparat. Dtsch. Otol. Ges. 1921.

[2]) Ruttin: Über die Prüfung der kalorischen Reaktion in Narkose. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 8, S. 482. 1924.

[3]) Rejtö: On the origin of the quick phasis of the vestib. nystag. Journ. of laryngol. a. otol. Bd. 35. 1920; ref. Zentralbl. f. d. ges. Ophthalmol. III/2, S. 72. 1920.

[4]) Bartels: Über Regulierung der Augenstellung durch den Ohrapparat. Mitt. 1—4. v. Graefes Arch. f. Ophth. Bd. 76, S. 1. 1910; Bd. 77, S. 531. 1910; Bd. 78, S. 129. 1911; Bd. 80, S. 207. 1911.

[5]) Rosenfeld: Der vestibuläre Nystagmus. Berlin 1911.

[6]) Brunner: Bemerkungen zu dem zentralen Mechanismus des vestibulären Nystagmus. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 53, S. 1. 1919.

[7]) de Kleyn: Experimentelles über die schnelle Phase des Nystagmus. Versamml. dtsch. Hals-, Nasen- u. Ohrenärzte 1921, S. 953.

[8]) Ruttin: Über Kompensation des Drehnystagmus. Dtsch. otol. Ges. 1914, S. 93.

30 Sekunden, nach der labyrinthlosen Seite 3—5 Sekunden anhalte. Es folgt daraus, analog den Tierexperimenten, daß die ampullopetale Endolymphströmung im horizontalen Bogengange einen stärkeren Reiz hervorruft als die ampullofugale Endolymphströmung. Nach Mach-Breuer bewegt sich, wie schon erwähnt, die Endolymphe nach dem Anhalten infolge ihrer Trägheit weiter, so daß nach der Linksdrehung im rechten horizontalen Bogengange die Endolymphe vom glatten Schenkel zur Ampulle, im linken horizontalen Bogengange umgekehrt von der Ampulle zum glatten Schenkel strömt. Im oben angeführten Falle von Verlust des linken Labyrinthes würde also nach der Linksdrehung als reizauslösender Faktor nur die ampullopetale Strömung im rechten horizontalen Bogengange wirksam sein, nach der Rechtsdrehung die ampullofugale Strömung in demselben Bogengange. Weiter ergibt sich daraus, daß während der Drehung der Nystagmus in erster Linie von dem gleichnamigen, nach dem Anhalten von dem ungleichnamigen Labyrinthe ausgelöst wird, oder mit anderen Worten, daß bei Drehreizung der labyrinthäre Nystagmus immer von dem Labyrinthe ausgelöst wird, nach dessen Seite er schlägt.

Güttich[1]) hingegen nimmt an, daß dasjenige Labyrinth, welches den Drehnachnystagmus hauptsächlich innerviere, auch den Drehnystagmus hervorrufe. Er fand nämlich, daß einseitig Labyrinthlose während der Drehung zur gesunden Seite wenig Schwindelgefühl hatten, ebenso wie nach der Drehung, umgekehrt bei Drehung zur labyrinthlosen Seite deutlichen Schwindel angaben sowohl während wie nach der Drehung. Auch fand er die Abweichereaktion während der Drehung verschieden stark, und zwar überwog bei der Rechtsdrehung das Abweichen des linken Armes und umgekehrt. Auch dieses bezieht Güttich auf eine stärkere Erregung des linken Labyrinthes während der Rechtsdrehung. Außerdem sah er einseitig Labyrinthlose, die er im Kreise laufen ließ, wenn der Kreis nach der Seite des gesunden Labyrinthes gerichtet war, unsicher laufen, umgekehrt bei Drehung nach der Seite des fehlenden Labyrinthes sich sicher und geschickt bewegen.

Doch erscheinen diese im Gegensatz zu allen anderen Beobachtungen stehenden Schlüsse Güttichs nicht geeignet, die auch tierexperimentell begründete obige Anschauung zu entkräften, zumal die Beobachtungen lange Zeit nach der Labyrinthausschaltung angestellt sind, und wir wissen, daß dann zentrale Kompensationsvorgänge eintreten können.

Auf dieser ungleichen Erregung der Labyrinthe während und nach der Drehung beruht die Möglichkeit, die Drehung zur Prüfung der Erregbarkeit des einzelnen Labyrinthes heranzuziehen.

Da der Nystagmus um so lebhafter schlägt, je mehr man in die Richtung der schnellen Komponente blicken läßt, während Blick in die Richtung der langsamen Komponente ihn abzuschwächen oder aufzuheben vermag [Jansen[2]), Wanner[3])], so hat Bárány, um gleichartige Untersuchungsbedingungen zu schaffen, einen Blickfixator angegeben.

Dieser besteht aus einem Stirnreif, an dessen Mitte eine Stange in einem Scharnier befestigt ist. Diese gestattet über einem mit Gradeinteilung versehenen Bogen, der unterhalb der Stange am Stirnreif angebracht ist, eine meßbare Seiteneinstellung. An dem freien Ende trägt sie einen in der Höhe verschiebbaren Knopf, den der Untersuchte fixiert. Zur Prüfung des experimentellen Nystagmus stellt man die Stange jedesmal in dem gleichen Winkel nach rechts und links von der Medianlinie ein.

Die mit der Fixation des Stäbchens verbundene Konvergenzbewegung der Augen hemmt den Nystagmus (Purkinje, Breuer, Mach, Bárány u. a.).

[1]) Güttich: Beitrag zur Physiologie des Vestibularapparates. Passows Beitr. Bd. 7, S. 1. 1914.

[2]) Jansen: Über eine häufige Art der Beteiligung des Labyrinthes bei den Mittelohreiterungen. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 45, S. 193. 1898.

[3]) Wanner: Über die Erscheinungen von Nystagmus bei Normalhörenden, Labyrinthlosen und Taubstummen. Habilitationsschr. München 1901.

Deshalb brachte Brünings[1]) an Stelle des Knopfes einen kleinen Spiegel an, in dem der Untersuchte die sich spiegelnden Zimmergegenstände ansehen soll. Zu gleicher Zeit brachte er einen in der Medianebene graduell bestimmbar verstellbaren Hebel an, der gestattet, den Neigungswinkel des Kopfes abzulesen (Otogoniometer) (s. Abb. 213).

Aber auch einfache Fixation ohne Konvergenz hemmt den Nystagmus. Deshalb ist es besser, der Versuchsperson eine undurchsichtige Brille (Abels) aufzusetzen, hinter welcher man den Nystagmus betrachtet, oder die Fixation durch eine Brille mit starken Konvexgläsern (20 Dioptrien) herabzusetzen (Bartels).

Bárány, Ruppert[2]), Brünings[3]), neuerdings Kobrak[4]) haben versucht, durch 1, 2 usw. Umdrehungen die Reizschwelle für den Nachnystagmus festzustellen. Brünings gibt an, daß unter normalen Umständen nach 2 Umdrehungen ein kurzer Nachnystagmus zu beobachten sei. Doch hat sich diese Methode nicht einzubürgern vermocht, da die Zahl der Umdrehungen, nach denen Nachnystagmus auftritt, besonders bei ungleicher Erregbarkeit der Labyrinthe sehr schwankt und bei Vergleichsprüfungen die Häufung verschieden starker Drehreize unübersehbare Verhältnisse schafft.

Abb. 213. Otogoniometer nach Brünings.

Auch die Intensität des Nachnystagmus, die neben Bárány Hautant[5]) und besonders Brock[6]) untersucht haben, ist zu wechselnd, um als Kriterium dienen zu können.

Am genauesten ist die Bestimmung der Dauer des Nachnystagmus. Nach den systematischen Untersuchungen von Bárány, der die Dauer des Nachnystagmus hinter einer undurchsichtigen Brille bei Blick geradeaus bestimmte, liegt bei Drehung unter Beugung des Kopfes um 45° nach vorne (Einstellung der horizontalen Bogengänge) das Optimum für die Nachnystagmusdauer bei 10 Umdrehungen in 18—20 Sekunden. Sie ist kürzer nach 5 und nach 20 Umdrehungen. Nach Linksdrehung ist sie länger (im Durchschnitt nach 10 maliger Drehung 41 Sekunden) als nach Rechtsdrehung (39 Sekunden). Die individuellen Schwankungen sind sehr groß: bei Normalen kommen solche von 10—40 Sekunden vor; auch im Vergleich beider Seiten finden sich große Unterschiede. Bárány berechnet eine Durchschnittsdifferenz von 8 Sekunden, im Maximum von 21 Sekunden.

Auch Pietri und Maupetit[7]) fanden in gleicher Weise, daß bei Tänzern, welche nur nach rechts tanzen, die Dauer des Nachnystagmus nach Rechtsdrehung geringer ist als die des Nachnystagmus nach Linksdrehung; umgekehrt verhielten sich die Linkstänzer.

---

[1]) Brünings: Beiträge zur Theorie, Methodik und Klinik der calorimetrischen Funktionsprüfung des Bogengangsapparates. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 63, S. 20. 1911.

[2]) Ruppert: zitiert nach Boeters: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 71, S. 77. 1914.

[3]) Brünings: Über neue Gesichtspunkte in der Diagnostik des Bogengangsapparates. Dtsch. otol. Ges. 1910.

[4]) Kobrak: Über klinische Ergebnisse der Untersuchungen des Innenohres auf Grund neuerer Vestibularprüfungen. Passows Beitr. Bd. 20, S. 1. 1923.

[5]) Hautant: Examen fonctionell des canaux sémicirculaires par le réflexe nystagmique. Ann. des malad. de l'oreille Bd. 34.

[6]) Brock: Untersuchungen über die Funktion des Bogengangsapparates bei Normalen und Taubstummen. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 70, S. 222. 1907.

[7]) Pietri u. Maupetit: Zitiert nach Bárány-Wittmaack (zitiert auf S. 909).

Vor Bárány versuchte schon Ruppert (zit. auf S. 932) mit Blick geradeaus ohne Brille bei 10 Umdrehungen in 30 Sek. den Nachnystagmus zu bestimmen, fand ihn aber zu kurz, als daß er ihm meßbar erschien. Auch Bárány fand den Nachnystagmus ohne Brille bei Blick geradeaus nur $^1/_2$ so lang als mit undurchsichtiger Brille. Hautant verwandte eine Brille mit Mattglas, die in der Mitte poliert war.

Boeters[1]), der das Brüningssche Otogoniometer in Abduction von 50° verwandte, fand als Durchschnittswert nach Linksdrehung 29 Sek., nach Rechtsdrehung 30 Sek.; die meisten Fälle zeigten eine Nachdauer von 25—30 Sek., die Differenz zwischen Rechts- und Linksdrehung betrug meist zwischen 1—10 Sek.

Alexander[2]) gibt bei beschleunigter Drehung mit einer mittleren Geschwindigkeit von einer Umdrehung in einer Sekunde einen Nachnystagmus von 15—20 Sek. als normal an.

Streit[3]) fand bei 10 Umdrehungen in 10 Sek. durchschnittlich 30 Sek. Nachnystagmusdauer. In 1% geringere Werte bis zu 10 Sek., mehrmals bis zu 120 Sek. und gelegentlich darüber (!).

Amerikanische Militäruntersuchungen ergaben bei 2123 Fällen einen Nachnystagmus von durchschnittlich 23,3 Sek. nach Linksdrehung, von 22,7 Sek. nach Rechtsdrehung, also ein gleiches Überwiegen nach Linksdrehung, wie es Bárány gefunden hatte, und wie es auch Tierversuche ergeben haben. Doch zeigten auch die amerikanischen Untersuchungen große individuelle und zeitliche Unterschiede [Holsopple[4])].

Abweichend von Bárány fand Holsopple[5]) bei Drehung auf elektrischem Drehstuhl, daß der Nachnystagmus nach 15 Drehungen bei einer Umdrehungsgeschwindigkeit von 2 Sek. länger dauert als nach 10 Umdrehungen und bei einigen Personen nach 20 und 25 Umdrehungen wiederum länger anhält.

Güttich[6]) stellte fest, daß bei Einstellung eines Labyrinthes in die Drehachse (und zwar bei Linksdrehung des rechten und umgekehrt) die Reaktionserscheinungen an Intensität zunehmen. Auch fand er, daß der Allgemeinzustand von wesentlicher Bedeutung für die Dauer des Nachnystagmus ist. Ängstliche, nervöse Patienten zeigten lange Nachnystagmusdauer; ebenso ergab die erste Drehung jedesmal höhere Werte als die folgende.

Wir sehen also, daß die absolute Dauer des Nachnystagmus nach Drehung auf dem Drehstuhl großen Schwankungen unterworfen ist. Im Vergleich beider Seiten sind aber, wie die klinischen Beobachtungen ergeben, die Unterschiede bei Rechts- und Linksdrehung nur gering. Abgesehen von allgemeinen physiologischen Einflüssen erklären sich die Unterschiede der verschiedenen Autoren sehr wesentlich auch dadurch, daß auf die Art des Anhaltens, die doch als negative Endbeschleunigung den wesentlichsten Reiz für den Nachnystagmus darstellt, keine besondere Rücksicht genommen ist. Bei künftigen Untersuchungen ist deshalb mehr als bisher dieser Punkt zu beachten.

Bei wiederholten Umdrehungsserien nimmt die Dauer des Nachnystagmus ab [Güttich, Holsopple, Griffith[7])]. Wenn die Umdrehungsserien in demselben Sinne wiederholt werden (z. B. Wiederholungen 10maliger Rechtsdrehungen), dann tritt eine Verkürzung der Nachnystagmusdauer nicht nur für Drehungen in dieser, sondern auch für solche umgekehrter Richtung ein. Doch zeigen sich auch hier große individuelle Unterschiede in Hinsicht auf den Grad und die Schnelligkeit der Abnahme. Nach längerer Pause, die ebenfalls individuell sehr verschieden ist, tritt Erholung ein.

---

[1]) Boeters: Vergleichende Untersuchungen über den Drehnystagmus und den kalorischen Nystagmus. Zeitschr. f. Ohrenheikl. Bd. 71, S. 77. 1914.

[2]) Alexander: Die Reflexerregbarkeit des Ohrlabyrinthes an menschlichen Neugeborenen. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 45, S. 153. 1911.

[3]) Streit: Abweichungen vom normalen Verhalten bei Prüfungen des statischen Apparates usw. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 104, S. 56. 1919.

[4]) Holsopple: Factors affecting the duration of postrotation nystagmus. Journ. of comp. psychol. Bd. 3, S. 283. 1923.

[5]) Holsopple: Some effects of duration and direction of rotation on postrotation nystagmus. Journ. of comp. psychol. Bd. 3, S. 85. 1923.

[6]) Güttich: Beiträge zur Physiologie des Vestibularapparates. Passows Beitr. Bd. 7, S. 1. 1914. — Güttich: Beobachtungen über die Dauer der Abweichereaktionen bei Reizung des Vestibularapparates. Ebenda Bd. 12, S. 54. 1919.

[7]) Griffith: Zitiert nach Holsopple [4]).

Während Griffith als Erklärung eine Gewöhnung annimmt, fand Holsopple[1]), daß die Größe und Schnelligkeit der Abnahme des Nachnystagmus nach wiederholten Drehserien in einer Richtung davon abhängt, ob die Umdrehungszeit länger dauert oder die Zwischenpausen zwischen den einzelnen Drehperioden. Im ersteren Falle fand er nach längeren Drehserien Abnahme des Nachnystagmus für die gleiche Drehrichtung, im zweiten Falle für die entgegengesetzte Drehrichtung. Er erklärt dies dadurch, daß bei jeder Drehung die Anfangsbeschleunigung einen Reiz darstellt, dem die Endverzögerung beim Anhalten entgegengesetzt wirkt. Diese Endverzögerung entspreche einer Anfangsbeschleunigung für die entgegengesetzte Drehung.

Der Nachnystagmus ist schon bei neugeborenen Kindern zu beobachten, wie Bartels[2]), Alexander (zit. auf S. 933) und Gatscher[3]) feststellten und neuerdings Voss[4]) sowie Berberich und Wiechers[5]) bestätigt haben, ebenso ist er bei Frühgeburten vorhanden (Bartels, Alexander, Voss, Berberich und Wiechers). Nicht immer sieht man bei Kindern die rasche Komponente, ohne daß das Ausbleiben derselben als pathologisch anzusehen ist; nach Bartels fehlt sie regelmäßig im Schlafe. Abweichungen von der Norm kommen bei Früh- und Neugeburten allerdings häufig vor, sind aber nach den Untersuchungen von Voss sowie Berberich und Wiechers als geburtstraumatische Schädigungen im Sinne von Ylppö, Dollinger und Schwartz (vgl. Voss) aufzufassen.

Nach Abklingen des Nachnystagmus kann, besonders nach häufigeren Umdrehungen, ein „*Nachnachnystagmus*" (Bárány) auftreten, dessen Richtung derjenigen des Nachnystagmus entgegengesetzt ist. Fischer und Wodak (zit. auf S. 918) haben analog ihren Beobachtungen über die wechselnden Phasen der Drehnachempfindung noch häufigeren Umschlag des Nachnystagmus gesehen, dessen Dauer und Eintreten aber mit den Drehempfindungsphasen nicht konform ging.

Daraus folgt, daß der Nystagmus nicht nur peripher bedingt ist, wie Breuer annahm, sondern daß er peripher ausgelöst wird, daß aber seine eigentliche Dauer auf zentralen Erregungen beruht [Bárány, Abels zitiert auf S. 919].

c) Der Nachnystagmus bei Drehungen in verschiedenen Kopfstellungen.

Der Nystagmus während der Drehung schlägt stets in der Drehebene. „Die Schnittlinie der Horizontalebene mit der Cornea bestimmt die Art des Nystagmus" (Bárány). So können wir Nystagmus jeder beliebigen Art durch entsprechende Stellung des Kopfes während der Drehung hervorrufen (Breuer):

Bei Drehung mit aufrechter Kopfstellung oder leicht vornüber gebeugtem Kopfe um die vertikale Körperachse tritt horizontaler Nystagmus auf; neigt man den Kopf um 90° gegen die Schulter, dann wird der Nystagmus vertikal: Beugung um 90° nach vorn oder hinten ruft rotatorischen Nystagmus hervor. Bei Zwischenstellungen resultieren Kombinationen dieser Formen miteinander.

Der rotatorische Nachnystagmus bei Beugung des Kopfes dauert stets kürzer als der horizontale Drehnachnystagmus.

Bárány gibt 22—23 Sek. an, Ruttin (zit. auf S. 930) 10—12 Sek. Der vertikale Nachnystagmus dauert ungefähr so lange wie der rotatorische. Ruttin fand, wenn die Drehung

[1]) Holsopple: An explanation for the unequal reductions in postrotation nystagmus following rotation practice in onlyo ne direction. Journ. of comp. psychol. Bd. 4, S. 185. 1924.

[2]) Bartels: Über Regulierung der Augenstellung durch den Ohrapparat. v. Graefes Arch. f. Ophth. Bd. 77, S. 78. 1910.

[3]) Gatscher: Über die typischen Kopfbewegungen (rudimentärer Kopfnystagmus) des Säuglings als Teilerscheinung der vestibularen Drehreaktion. Wien. med. Wochenschr. 1918, S. 503.

[4]) Voss: Geburtstrauma und Gehörorgan. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 6, S. 182. 1923 (Kongreßbericht); und Ges. südwestdeutsch. Hals-, Nasen- u. Ohrenärzte. Folia oto-laryngol. II. Tl. Ref.: Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. u. Rhino-Laryngol. Bd. 24, S. 16. 1925.

[5]) Berberich u. Wiechers: Zur Symptomatologie des Geburtstraumas. Zeitschr. f. Kinderheilk. Bd. 38, S. 59. 1924.

im Sinne der Kopfneigung ausgeführt wurde, der vertikale Nachnystagmus also nach abwärts schlug, eine Dauer von 6—10 Sek., bei gegensinniger Kopfneigung und -drehung und Vertikalnystagmus nach oben 5—8 Sek.

Auffallend war, daß kurze Zeit nach einseitiger Labyrinthexstirpation der rotatorische Nystagmus bei Drehung nach der labyrinthlosen Seite 3, nach der gesunden 12 Sek. dauerte, während der vertikale Nystagmus keinen Unterschied in der Dauer gegenüber Normalen aufwies.

Systematische Untersuchungen über die Einstellung anderer Bogengänge hat SCHILLING[1]) ausgeführt. Dabei sei daran erinnert, daß es nicht möglich ist, die beiden oberen oder die beiden hinteren Bogengänge in eine Drehebene einzustellen, sondern immer nur den hinteren Bogengang der einen und den oberen der anderen Seite und umgekehrt.

SCHILLING untersuchte in vier verschiedenen Stellungen:

1. Drehung des Kopfes um die vertikale Achse um 45° nach links und um eine sagittale Achse um 90° nach der rechten Seite. Dadurch kommen der rechte obere und linke hintere Bogengang in die Drehebene.
2. Drehung des Kopfes um die vertikale Achse um 45° nach rechts und um die sagittale Achse um 90° nach der linken Seite: Einstellung des rechten hinteren und linken oberen Bogenganges.
3. Drehung um 45° nach rechts und Beugung um 90° nach vorne: Einstellung des rechten oberen und linken hinteren Bogenganges.
4. Drehung um 45° nach links und Beugung um 90° nach vorne: Einstellung des linken oberen und rechten hinteren Bogenganges.

Die nicht ganz einheitlichen Resultate erklärt SCHILLING durch die bekannten anatomischen Varietäten in der Lage der Bogengänge zueinander [SCHÖNEMANN[2])] und schließt, gestützt auf Drehuntersuchungen bei einseitig Labyrinthlosen, daß der rotatorische Nystagmus beim Menschen eine Funktion der oberen, der vertikale Nystagmus eine solche der hinteren Bogengänge sei. Er folgert weiter, daß die Endolymphströmungsrichtung und Stärke des Erregungsvorganges in den Ampullen für die vertikalen Bogengänge individuell verschieden ist.

HESSE[3]) hingegen nimmt an, daß durch gleichzeitige, gleichstarke und gleichsinnige Endolymphströmungen in den vertikalen Bogengängen der rotatorische Nystagmus, durch gleichzeitige, gleichstarke aber ungleichsinnige Endolymphströmungen in den vertikalen Bogengängen der vertikale Nystagmus entstände.

Im einzelnen sind also die Ansichten über die Deutung der beobachteten Nystagmusformen sehr verschieden. Ihre Bewertung ist noch dadurch erschwert, daß die durch die abnormen Kopfstellungen bewirkten Halsreflexwirkungen und Gefäßfüllungsänderungen des Kopfes den Nystagmus beeinflussen.

So konnten wir[4]) beim Menschen feststellen, daß nach Drehung in aufrechter Kopfstellung der Nachnystagmus kürzer schlägt, wenn man den Kopf nach dem Anhalten nach vorne beugt, hingegen länger und lebhafter beim Rückbeugen des Kopfes. Dreht man den Kopf seitlich, vor der Allgemeindrehung, dann dauert der Nachnystagmus bei Drehung zu der Seite, nach welcher der Kopf gedreht gehalten wird, länger als nach umgekehrter Allgemeindrehung.

Aus der je nach der Kopfstellung verschiedenen Bewegung der Endolymphe in den einzelnen Ampullen der Bogengänge und der verschiedenen Tätigkeit

---

[1]) SCHILLING: Ein Beitrag zur Funktion des Vestibularapparates. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 104, S. 120. 1919.

[2]) SCHÖNEMANN: Schläfenbein und Schädelbasis. Neue Denkschr. d. allg. Schweiz. Ges. f. d. ges. Naturwiss. Bd. 40, Abhdl. 3. 1906.

[3]) HESSE: Der Dreh- und kalorische Nystagmus im Lichte einer neuen Theorie. Zeitschr. f. Neurol. u. Psychiatrie Bd. 15, S. 377. 1913.

[4]) GRAHE: Über Halsreflexe und Vestibularreaktionen beim Menschen. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- und Ohrenheilk. Bd. 3, S. 550. 1922 (Kongreßbericht).

der einzelnen Augenmuskeln bei den entsprechenden Augenbewegungen hat Ohm[1]) die Beziehungen der Ampullen zu den einzelnen Augenmuskeln beim Menschen festzustellen versucht.

Er schließt, daß jede horizontale Ampulle alle vier Seitenwender der Augen innerviert, und zwar nach Reizung je zwei positiv (Zusammenziehung), je zwei negativ (Erschlaffung). Weiter werden innerviert die Rechtsheber (rechter Rectus sup. und linker Obliquus inf.) und Rechtssenker (rechter Rectus inf. und linker Obliquus sup.) von der Ampulle des rechten oberen und linken hinteren Bogenganges; die Linksheber (rechter Obliquus inf. und linker Rectus inf.) und Linkssenker (rechter Obliquus sup. und linker Rectus inf.) von der Ampulle des linken oberen und rechten hinteren Bogenganges. Doch handelt es sich hierbei um theoretische Deduktionen.

Dagegen spricht, daß nach Sachs auch bei reinen Seitenbewegungen der Augen stets sämtliche Augenmuskeln innerviert werden müssen (Brunner). Auch nimmt Rothfeld[2]) beim Kaninchen eine Innervation sämtlicher Augenmuskeln von jedem Bogengange aus an. Ebenfalls spricht eine Beobachtung von Scharfstein[3]) dagegen.

Als zentrale Bahn für die Augenmuskelreaktionen kommen die durch die Kollateralen der Vestibularisfasern gegebenen Verbindungen mit dem Deitersschen Kerne in Betracht (Marburg, zitiert auf S. 922). Dieser steht durch den Fasciculus longitudinalis dorsalis mit den Augenmuskelkernen in Verbindung.

d) Kopfdrehungen in anderen Ebenen.

Bei schneller Rückbeugung des Kopfes tritt beim Normalen schwacher rotatorischer Nystagmus auf [Baldenweck[4])]. Doch ist noch unentschieden, inwieweit es sich bei dieser Bewegung um eine Drehreaktion handelt, inwieweit Änderungen der Lage des Kopfes im Raume und solche der Stellung des Kopfes zum Körper dabei mitwirken.

Bei Seitwärtsneigen des Kopfes tritt ein rotatorischer Nystagmus auf, den Borries[5]) zur klinischen Vestibularuntersuchung zu verwenden sucht. Doch gelten auch für diese Reaktion die eben angeführten Einschränkungen.

e) Das Verhältnis von Drehnachnystagmus und Empfindung.

Aus den Beobachtungen von Fischer und Wodak (zitiert auf S. 918) über den unabhängigen Ablauf der Drehempfindungen und des Drehnystagmus folgt, daß ein direkter Zusammenhang zwischen dem Drehnachnystagmus und der Drehnachempfindung weder in dem Sinne besteht, daß die labyrinthäre Drehempfindung das Primäre ist und durch die Reaktionsbewegungen sekundär der Nystagmus ausgelöst wird (Breuer), noch in der Weise, daß die Drehempfindungen von dem Drehnystagmus (und den übrigen motorischen Reaktionen) abhängig sind, wie Bárány ursprünglich meinte, und später Bourdon[6]) und Gertz[7]) annahmen.

[1]) Ohm: Beziehungen der Augenmuskeln zu den Ampullen der Bogengänge beim Menschen und Kaninchen. Klin. Monatsbl. f. Augenheilk. Bd. 62, S. 289. 1919.

[2]) Rothfeld: Physiologie des Bogengangsapparates. 1913.

[3]) Scharfstein: Experimenteller optischer und labyrinthärer Nystagmus in Fällen von Augenmuskellähmung. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 59, S. 396. 1925.

[4]) Baldenweck: Nystagmus infolge von Kopfbewegungen. Arch. internat. de laryngol. Sept.-Okt. 1924.

[5]) Borries: Über eine klinisch anwendbare Methode zur Untersuchung des Vestibulärapparates. Dän. otol. Ges. XII. 1921; Ref.: Zentralbl. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 1, S. 167. 1922.

[6]) Bourdon: La perception de la verticalité de la tête et du corps. Rev. philos. Bd. 57, S. 462. 1904; Ref. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 42, S. 226. 1906.

[7]) Gertz: Zur Kenntnis der Labyrinthfunktion. Acta otolar. Bd. 1, S. 215. 1918.

Auch Kreidl und Gatscher[1]) haben festgestellt, daß die Deviation der Augen, geprüft durch Nachbildbewegungen, nach passiver Drehung die Drehnachempfindung zeitlich überdauert.

Bárány hat allerdings später seine Ansicht modifiziert: Zur Bildung der Drehempfindung sind die Erregungen, wie sie den betreffenden Zentren durch den Nystagmus geliefert werden, notwendig; sie bilden einen sehr wichtigen Anteil bei der Verarbeitung der subkortikalen Impulse; ihre Hemmung genügt, um die Empfindung der Drehung nicht zustande kommen zu lassen.

Wie nämlich schon Purkinje feststellte, hemmt Fixation die Scheinbewegung der Umgebung. Bárány fand, daß auch das Gefühl der Eigendrehung gehemmt wird, wenn man bei geschlossenen Augen in Richtung der langsamen Komponente des Nystagmus blickt, was auch Brunner bestätigt.

Hierher gehört auch die Beobachtung von Kreidl und Gatscher[1]), daß bei Erzeugung eines Nachbildes nicht vor, sondern während der Drehung das Gefühl der Eigendrehung nach dem Anhalten ausbleibt.

Wenn also auch, wie schon Nagel (zitiert auf S. 915) annimmt und auch Brunner betont, bei labyrinthärer Reizung der Nystagmus und die Empfindung koordinierte Reflexe darstellen, so geht doch aus den eben angeführten Beobachtungen hervor, daß Blickbewegungen einen Einfluß auf den Ablauf der Drehempfindung zu gewinnen vermögen. Wir haben aber schon erwähnt, daß Blickbewegungen an sich unter Umständen (vgl. S. 915) mit Raumvorstellungen verknüpft sind. Auch aus den Untersuchungen von Goldstein und Riese[2]) über die Beeinflussung des Vorbeizeigens durch einstellungsbetonte Blickbewegung geht dasselbe hervor.

Wir nehmen deshalb an, daß die beschriebenen Hemmungen der Drehempfindungen durch Fixation usw. nicht durch Einwirkung auf den labyrinthären Reflexbogen zustande kommen, sondern selbständige Beeinflussungen der Raumvorstellungen durch die Blickbewegungen darstellen, die mit den labyrinthären Raumvorstellungen in Konkurrenz treten.

Auch taktile Einflüsse vermögen auf die Drehnachempfindung einen Einfluß auszuüben. So wird die Empfindung der Gegendrehung bedeutend abgekürzt, wenn man nach dem Anhalten einen feststehenden Gegenstand berührt (Tomaszewitz, zitiert auf S. 922) oder die Hand auf einen glatten Zylinder legt, welcher horizontal der Gegendrehempfindung entgegengedreht wird, umgekehrt verlängert, wenn seine Drehung in Richtung der Scheindrehung erfolgt (v. Stein, zitiert auf S. 909).

3. Drehreaktionen auf den Körper.

Auch für die exakte Untersuchung der labyrinthären Körperreaktionen während und nach der Drehung ist die passive Drehung nötig, da bei aktiver Drehung durch die Unregelmäßigkeit der Drehbewegung und die infolge der verschiedenen aktiven Muskelbetätigungen komplizierend auftretenden Erscheinungen unübersehbare Verhältnisse geschaffen werden.

Auch hier haben uns die systematischen Untersuchungen von Fischer und Wodak[3]) zu neuen Erkenntnissen geführt, welche die Grundlage der folgenden Darstellung bilden.

---

[1]) Kreidl u. Gatscher: Zur Analyse der Erscheinungen nach Sistierung der passiven Drehung. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 57, S. 874. 1923.

[2]) Goldstein u. Riese: Über induzierte Veränderungen des Tonus. Blickrichtung und Zeigeversuch. Klin. Wochenschr. Jg. 2, S. 2338. 1923.

[3]) Zusammenfassende Darstellung: Fischer u. Wodak: Beiträge zur Physiologie des menschlichen Vestibularapparates. 1. Mitt.: Die „vestibularen Körperreflexe“ und die „Fallreaktion“. 2. Mitt.: Die Grundlagen und graphischen Registriermethoden der „vestibularen Körperreflexe“. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 202, S. 523. 1924.

Körperreaktionen während der Drehung.

Dreht man einen Menschen auf einer Drehscheibe stehend, so tritt auch bei langsamer Drehung sehr schnell eine Neigung und Drehung des Körpers entgegengesetzt der Drehrichtung ein, die zum Fallen der Versuchsperson führt, so daß genaue Untersuchungen auf diese Weise nicht anzustellen sind.

Läßt man deshalb die Versuchsperson sich setzen und dreht nun langsam herum, dann sieht man Rumpf und Kopf sich langsam entgegengesetzt der Drehrichtung drehen, eventuell mit geringer Neigung. Besonders deutlich tritt die Bewegung entgegengesetzt der Drehrichtung an den ausgestreckten Armen auf.

Fixiert man den Kopf der Versuchsperson durch ein Beißbrettchen, dann bekommt diese das Gefühl, daß das Beißbrettchen nach der Seite der Drehung aus dem Mund herausgedreht wird. Ebenso spürt sie deutlich den Zug, der den Körper nach der entgegengesetzten Seite zu drehen trachtet. Zum Unterschied von der Drehung bei freiem Kopf tritt außer der Seitenabweichung eine Höhendifferenz der ausgestreckten Arme auf: derjenige der Drehungsseite kommt deutlich höher zu stehen, während der andere tiefer tritt (Arm-Tonus-Reaktion ATR).

Schon die Versuchsanordnung mit fixiertem Kopfe zeigt, daß beim Zustandekommen der Reaktionen die Trägheit bei der Drehung keine ausschlaggebende Rolle spielt, wenngleich dieselbe mit in Betracht kommt.

So konnten Fischer und Wodak an einem Ertaubten mit unerregbaren Vestibularapparaten beim schnellen Andrehen sehr ähnliche Erscheinungen beobachten. Andererseits aber beweist die Gleichheit dieser Reaktionen mit den bei kalorischer Reizung und Galvanisation auftretenden, daß es sich im wesentlichen um Vestibularreflexe handelt.

Auch ist die Latenzzeit der Muskelreaktionen nach Drehungen um eine horizontale bzw. vertikale Achse nach Malassez[1]) bei Taubstummen (bis zu $^1/_2$ Sekunde) deutlich verlängert gegenüber normalen Personen ($^{12-14}/_{100}$ bzw. $^{18=20}/_{100}$ Sekunde).

Körperreaktionen nach der Drehung.

Nach der Drehung treten die gleichen Körperreflexe, nur in umgekehrtem Sinne, auf: Dreht man eine Versuchsperson mit fixiertem Kopfe und angelegten Armen 10mal links herum in 20 Sekunden (andere Umdrehungsgeschwindigkeiten ergeben dieselben Resultate), wartet nach plötzlichem Anhalten den Ablauf der ersten negativen Phase der Drehempfindung (vgl. S. 919) ab, und läßt die Versuchsperson danach aufstehen, die Arme nach vorn ausstrecken und sich den auftretenden Körperbewegungen hingeben[2]), dann tritt folgendes auf:

„Der Stamm dreht und neigt sich, in erster Linie im Hüftgelenk, zunehmend nach links; dabei dreht sich der Kopf in den Halsgelenken und die Arme in den Schultergelenken noch relativ zum Stamme nach links, d. h. Kopf- und Armdrehung gehen noch über die Drehung des Stammes hinaus; gleichzeitig tritt der linke Arm tiefer, während der rechte Arm höher zu stehen kommt. Ist das Symptom deutlich ausgeprägt (die Drehung kann bis fast 90 betragen), so hat diese Körperstellung große Ähnlichkeit mit der „Diskuswerferstellung" (Abb. 214).

„Da durch diese Drehung und Neigung des Stammes eine immer mehr zunehmende Verschiebung des Gesamtschwerpunktes nach links seitlich und hinten erfolgt, so fällt die Versuchsperson schließlich nach dieser Richtung hin um, falls sie keine Gegeninnervation anwendet. Wird das Umfallen, die schließliche Folge, irgendwie verhindert, oder ist es infolge einer schwächeren Reaktion gar

[1]) Malassez: Perturbations du sens des accélérations angulaires. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 89, S. 319. 1923; Ref.: Zentralbl. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 5, S. 231. 1924.

[2]) Es ist wichtig, daß die Versuchsperson keine willkürlichen Gegeninnervationen gibt; daher ist auch nicht jede Person zu diesen Versuchen geeignet.

nicht so weit gekommen, so sieht man, daß nach einiger Zeit der Körper wieder in seine ursprüngliche Ausgangsstellung zurückkehrt, in der er allerdings nicht lange verweilt. Dasselbe Phänomen beginnt sich in spiegelbildlicher Gleichheit nunmehr nach der rechten Seite hin auszuprägen: Der Körper dreht und neigt sich nach rechts, der Kopf und die Arme drehen sich noch stärker nach rechts, der rechte Arm tritt tiefer, der linke höher. Schließlich kann die Versuchsperson nach rechts hinten umfallen. Auch dieses Stadium dauert einige Zeit, die Drehung und Neigung werden allmählich wieder geringer, und neuerlich schlägt das Ganze wieder über die Ausgangsstellung nach der linken Seite um. Ein solcher Wechsel kann mehrmals erfolgen, es läßt sich also eine deutliche phasische Rhythmik beobachten. In ähnlicher Weise wie sie von uns beim Ablauf der Drehempfindung beschrieben wurden" (Fischer und Wodak).

Fischer und Wodak fassen alle diese Erscheinungen als koordinierte Paralleleffekte auf und bezeichnen sie als vestibulare Reflexe. Sie fanden zwischen den Phasen der Drehnachempfindungen und jenen der Körperreflexe keine Koinzidenz. Der Richtungswechsel beider erfolgt unabhängig voneinander. Individuell ist die Stärke des Ausfalls dieser Reflexe verschieden. Doch handelt es sich bei den beschriebenen Körperreaktionen (Diskuswerferstellung) nicht um reine Vestibulareffekte, sondern um eine Kombination von solchen mit einer Beeinflussung der verschiedenen Körperbewegungen untereinander, wie sie uns nicht nur die Tierexperimente (Magnus und de Kleyn [voriges Kapitel]), sondern auch die Untersuchungen von Goldstein und Riese[1]), Zingerle[2]), Simon u. a. beim Menschen unter besonderen Umständen besonders deutlich gemacht haben.

Abb. 214. Drehnachreaktionen des Körpers: „Diskuswerferstellung" (nach Fischer und Wodak).

a) Drehreaktionen auf den Kopf.

Was die Kopfreflexe anlangt, die Fischer und Wodak in Kopfdreh- und Kopfneigungsreflexe zergliedern, so ist schon seit langem bekannt, daß diese am ausgesprochensten bei Säuglingen sind.

Bartels[3]) fand konstant bei ausgetragenen wachen Säuglingen während der Drehung eine langsame Bewegung des Kopfes entgegengesetzt der Drehrichtung. Je mehr er diese Kopfdrehung hinderte, desto deutlicher wurde der Augennystagmus. Doch bestanden individuelle Unterschiede. Die Augenbewegung fand er gelegentlich eher als die Kopfbewegung auftreten.

Alexander[4]) fand bei systematischen Untersuchungen an 132 Säuglingen, die in Horizontallage gedreht wurden, daß während der Drehung eine langsame Drehung des Kopfes nach der Drehrichtung eintritt. Doch war die Bewegung nicht immer ausgesprochen und fehlte bei einer Anzahl Kindern, besonders solchen mit kurzem dicken Halse, vollkommen. Nach der Drehung wurde der Kopf nach der Gegenseite gedreht, um so ausgiebiger, je stärker die Kopfdrehung während der Drehung gewesen war.

Dieselben Resultate erhielt Schur[5]).

---

[1]) Goldstein u. Riese: Induzierte Tonusänderungen. Klin. Wochenschr. Jg. 2, S. 1201. 1923.

[2]) Zingerle: Über Stellreflexe und automatische Lageänderungen des Körpers beim Menschen. Klin. Wochenschr. Jg. 3, S. 1845. 1924.

[3]) Bartels: Über Regulierung der Augenstellung durch den Ohrapparat. II. v. Graefes Arch. f. Ophth. Bd. 77, S. 78. 1910.

[4]) Alexander: Die Reflexerregbarkeit des Ohrlabyrinthes am menschlichen Neugeborenen. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 45, S. 154. 1911.

[5]) Schur: Studien über das statische Organ normaler Säuglinge und Kinder. Zeitschr. f. Kinderheilk. Bd. 32, S. 227. 1922.

Auch Gatscher[1]) fand bei Säuglingen regelmäßig während und nach der Drehung langsame Kopfbewegungen, die sowohl in der Richtung der langsamen Komponente wie der Dauer mit dem Augennystagmus übereinstimmten und die er deshalb als rudimentären Kopfnystagmus auffaßt.

Spätere Untersuchungen von Voss[2]) sowie Berberich und Wiechers (zitiert auf S. 934) haben auch bei Drehung in Horizontallage ganz typisch eine Kopfdrehung gefunden. Doch beschreiben sie die Richtung ebenso wie Bartels gerade umgekehrt wie Alexander und Schur: während der Drehung entgegengesetzt der Drehrichtung, nach dem Anhalten in der gleichen Richtung.

Als Erklärung für dieses verschiedene Verhalten nimmt Voss[2]) an, daß Alexander und Schur die Kinder so gelagert hatten, daß bei der Rechtsdrehung die rechte Schulter voranging, während bei seinen Untersuchungen sowie denen von Berberich und Wiechers bei Rechtsdrehung die linke Schulter voranging, d. h. daß der Kopf des Kindes bei Alexander und Schur zentral, bei Voss peripher lag.

Ebenso treten bei aufrechter Haltung Kopfdrehreaktionen ein. Gatscher, Schur, Voss, Berberich und Wiechers fanden, daß bei aufrechter Haltung der Säugling den Kopf während der Drehung entgegengesetzt, nach dem Anhalten in gleicher Richtung dreht, also analog dem Verhalten bei der Horizontaldrehung in den Untersuchungen von Voss und Berberich und Wiechers.

Auch in anderen Stellungen — Seitenlage des Kindes — tritt eine entsprechende Kopfbewegung ein: Bei Drehung Hinterhaupt voran wird der Kopf auf die Brust gebeugt und nach dem Anhalten nach hinten zurückgebeugt (Voss, Berberich und Wiechers); umgekehrt, wenn während der Drehung das Gesicht vorangeht.

Daß es sich bei diesen Reaktionen um Vestibularreflexe handelt, hat als erster Gatscher hervorgehoben, der feststellte, daß die Kopfreaktion so lange anhält, wie der Augennystagmus dauert.

Oft sieht man bei Säuglingen nicht nur die langsame Drehbewegung des Kopfes, sondern auch eine schnelle Rückbewegung in die Ausgangsstellung: einen Kopfnystagmus.

Mygind[3]) fand das Auftreten von Kopfnystagmus an ein Alter von 1 Monat bis $1^1/_4$ Jahr gebunden. Die neuen Untersuchungen von Voss sowie Berberich und Wiechers haben aber einen Zusammenhang mit dem Alter des Kindes nicht ergeben; auch Frühgeburten ließen verschiedentlich, aber nicht regelmäßig, Kopfnystagmus erkennen, so daß die Frage, worauf das Ausbleiben der schnellen Phase beruht, ob hier Unreife des Kindes eine Rolle spielt, noch offen gelassen werden muß.

Beim Erwachsenen ist Kopfdrehung nur selten beschrieben. Eine solche sowohl während der Drehung entgegen der Drehrichtung, wie nach dem Anhalten in der Drehrichtung, sieht man aber angedeutet fast regelmäßig, sofern man nur darauf achtet. Wir können in dieser Beobachtung Borries[4]) durchaus beistimmen. Ausgesprochen scheint diese Drehbewegung nur selten zu sein. Kragh[5]) fand allerdings bei 60 Erwachsenen im Beginn der Drehung eine Drehung des Kopfes nach der entgegengesetzten Richtung bis zu 45°, beim plötzlichen Anhalten eine umgekehrte Drehbewegung, die in Übereinstimmung stand mit den vestibulären Augenreflexen. Er fand Unterschiede bei Einstellung der einzelnen Bogengänge, von denen die vorderen weniger deutliche Reaktionen auszulösen schienen als die horizontalen.

[1]) Gatscher: Über die typischen Kopfbewegungen (rudimentärer Kopfnystagmus) des Säuglings usw. Wien. med. Wochenschr. Bd. 68, S. 503, 1918.

[2]) Voss: Geburtstrauma und Gehörorgan. Ref. auf der Tagung südwestdtsch. Hals-, Nasen- u. Ohrenärzte, Frankfurt, Oktober 1924. Folia oto-laryngol. Bd. 24, S. 16. 1925.

[3]) Mygind, zitiert nach Borries: Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 108, S. 127. 1921.

[4]) Borries: Kopfnystagmus beim Menschen. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 108, S. 127.

[5]) Kragh: La réaction vestibulaire de la tête. Acta oto-laryngol. Bd. 4, S. 209. 1922.

Kopfnystagmus, d. h. langsame Drehbewegung mit schnellem Rückschlag ist nur vereinzelt beschrieben [KRAGH, PIÉRON[1])] während der Drehung und ist postrotatorisch bisher nur in pathologischen Fällen beobachtet.

BÁRÁNY[2]) hat die vestibulare Kopfreaktion durch eine Art von Zeigeversuch mit dem Kopfe demonstriert: Er befestigte auf dem Kopfe vertikal einen Stab. Bewegte jetzt der Patient den Kopf auf und ab, dann trat „Vorbeizeigen des Kopfes" in Richtung der langsamen Nystagmuskomponente auf.

Da, wie wir schon erwähnten, beim Säugling, besonders aber beim Tier die Stärke des Kopf- und Augennystagmus in umgekehrtem Verhältnis zueinander stehen, so führt E. URBANTSCHITSCH[3]) das Auftreten von Kopfnystagmus auf mangelhafte Fixation mit den Augen zurück, eine Erklärung, die BORRIES ablehnt. MYGIND[4]) führt die Ursache des vestibulären Kopfnystagmus auf Hysterie zurück, eine ebenfalls schon von BORRIES zurückgewiesene Anschauung.

b) Drehreaktionen auf die Arme.

Auch bei den vestibularen Reflexen auf die Arme unterscheiden FISCHER und WODAK die Abweichung der Arme in der Sagittalebene (Abweichereaktion) von derjenigen in der Horizontalebene (Arm-Tonus-Reaktion).

Schon BÁRÁNY (zit. auf S. 909) beobachtete bei seinen Studien über die Funktion des Vestibularapparates, daß, wenn wir beim Normalen durch Drehung bei aufrechter Kopfstellung einen Horizontalnystagmus nach rechts hervorrufen und hierauf die Versuchsperson auffordern, z. B. den rechten Arm geradeaus zu strecken und ruhig zu halten, daß dann der Arm kontinuierlich nach links abweicht. FISCHER und WODAK (zit. auf S. 937) haben diese Abweichung graphisch registriert.

Das Vorbeizeigen.

Auf diese Beobachtung baute BÁRÁNY den Zeigeversuch auf: Läßt man eine Versuchsperson den vor sie hingehaltenen Finger des Arztes bei geschlossenen Augen mit dem Zeigefinger einer Hand von unten berühren, dann den gestreckten Arm auf die Knie senken und ihn hierauf wieder bis zur Berührung mit dem Finger des Arztes erheben, dann trifft während einer Drehung die Versuchsperson den Finger des Arztes nicht, sondern fährt bei Rechtsdrehung nach links vorbei. Nach dem Anhalten tritt Vorbeizeigen in entgegengesetzter Richtung ein, also nach Rechtsdrehung wird nach rechts vorbeigezeigt und umgekehrt.

BÁRÁNY fand, daß es sich bei dem Vorbeizeigen nicht um eine Koordinationsstörung bestimmter Muskeln, sondern um eine Richtungsabweichung handelt.

Erzeugt man einen Horizontalnystagmus nach rechts, so tritt Vorbeizeigen nach links auf. Läßt man einem Patienten, der sich unter dem Einflusse eines solchen Reizes befindet, den Kopf nach der Seite beugen, so daß der gereizte Bogengang in die Vertikalebene kommt, dann tritt auch das Vorbeizeigen in der Vertikalebene auf. Bestand bei gerader Kopfhaltung Vorbeizeigen nach rechts, so zeigt die Versuchsperson bei Neigung des Kopfes auf die rechte Schulter nach unten, bei einer solchen auf die linke Schulter nach oben vorbei.

BÁRÁNY stellte ferner fest, daß die Richtungsabweichung nicht nur im Schultergelenk, sondern auch in den anderen Gelenken der Arme und in den Beinen auftritt:

So kommt bei Prüfung im Handgelenk besonders deutlich zum Ausdruck, daß es sich bei dem labyrinthären Vorbeizeigen um eine Richtungsabweichung handelt: man legt den

---

[1]) PIÉRON: Presse méd. 1918, S. 440.

[2]) BÁRÁNY: Latente Deviation der Augen und Vorbeizeigen des Kopfes bei Hemiplegie und Epilepsie. Wien. klin. Wochenschr. 1913, Nr. 15.

[3]) URBANTSCHITSCH, E.: Kopfnystagmus. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 44. 1910.

[4]) MYGIND: Hoved Nystagmus hos Mennesket. Bibliotek f. laeger 1919; zit. nach BORRIES.

Arm der Versuchsperson auf eine Sessellehne, so daß die Hand die Lehne überragt, hält den Unterarm auf dieser fest und läßt die Versuchsperson das Handgelenk nach aufwärts flektieren und mit dem ausgestreckten Zeigefinger unter Einschlagen der übrigen Finger in die Vola den entsprechend gehaltenen Zeigefinger des Untersuchers der ganzen Länge nach berühren. Dann biegt die Versuchsperson das Handgelenk soweit möglich nach abwärts und retroflektiert das Handgelenk bis zur neuerlichen Berührung des unverändert gehaltenen Zeigefingers des Untersuchers. Besteht horizontaler Nystagmus nach rechts infolge eines Labyrinthreizes, dann zeigt die Versuchsperson bei aufrechter Stellung nach links vorbei. Dieses Vorbeizeigen nach links tritt bei jeder beliebigen Stellung des Armes auf, sei es, daß man den Arm proniert, also mit der Unterseite des Unterarmes auf die Sessellehne legt, oder daß man supiniert, d. h. die Rückseite des Unterarmes auf den Sessel fixiert. Auch bei anderen Stellungen des Unterarmes tritt, sofern nur die Handbewegung vertikal ausgeführt wird, Vorbeizeigen nach der linken Seite ein. Da bei den verschiedenen Stellungen des Armes ganz verschiedene Muskelgruppen zur Erzeugung des Vorbeizeigens nach links nötig sind, so folgt, daß der labyrinthäre Reiz nicht Koordinationsstörungen einzelner Muskeln erzeugt, sondern daß es sich um Richtungsabweichung handelt.

Güttich (zit. auf S. 933) fand, daß das Vorbeizeigen nach Drehreizung mit dem nach außen zeigenden Arme stärker und länger erfolgt als mit dem nach innen abweichenden. Er zeigte ferner, daß die Reaktion des Vorbeizeigens nach der Drehung länger anhält, wenn während der Linksdrehung das rechte Labyrinth in die Drehachse eingestellt wird und umgekehrt, hingegen kürzer bei axial eingestellter Kopfmitte oder bei Einstellung des gleichnamigen Labyrinthes in den Drehmittelpunkt. Je weiter man das Labyrinth von der Drehachse entfernt, um so kürzere Zeit dauert das Vorbeizeigen.

Einzelne Fälle, die bei Rechtsdrehung in Optimumstellung (d. h. mit axial eingestelltem linken Labyrinthe) rechterseits 16, linkerseits 24, bei Linksdrehung in Optimumstellung mit dem rechten Arm 23, mit dem linken 13 Sek. lang vorbeizeigten, wiesen bei extrem peripherer Kopfstellung dafür die Zahlen 6 : 8 und 11 : 9 auf.

Im Durchschnitt fand Güttich bei 30 Fällen das Vorbeizeigen bei zentral eingestelltem Kopfmittelpunkt nach Rechtsdrehung mit dem rechten Arm 13, mit dem linken 20 Sek., bei zentral eingestelltem rechten Labyrinth rechts 11, links 17 Sek. lang und bei zentriertem linken Labyrinth rechts 20, links 26 Sek. lang. Die entsprechenden Werte für Linksdrehung waren: bei axial eingestellter Kopfmitte Vorbeizeigen rechts 19, links 22 Sek., bei zentriertem rechten Labyrinth — der Optimumstellung — rechts 27, links 16 Sek., bei zentriertem linken Labyrinth rechts 18, links 12 Sek. lang.

Wenn das Vorbeizeigen in der ursprünglichen Drehrichtung nach dem Anhalten abgeklungen ist, tritt gelegentlich ein Umschlag desselben, also Vorbeizeigen entgegen der ursprünglichen Drehrichtung ein (Nachzeigen, Bárány). Dieses dürfte dem von Fischer und Wodak beobachteten Phasenumschlag der vestibularen Körperreflexe entsprechen.

Bei Prüfung des Vorbeizeigens in der von Bárány angegebenen Art korrigieren intelligente Personen sehr leicht, auch wenn jedesmal, wie Bárány fordert, der Untersucher seinen Finger wieder berühren läßt, also bei Abweichungen der Versuchsperson mit abweicht, um dieser den Fehler nicht zum Bewußtsein zu bringen. Deshalb sind verschiedene Modifikationen angegeben worden.

Reich[1]) lenkt die Aufmerksamkeit von dem zeigenden Arme ab, indem er mit der anderen Hand gleichzeitig große komplizierte, d. h. die Aufmerksamkeit möglichst stark auf sich ziehende Bewegungen ausführen läßt.

Rothmann[2]) läßt hinfällige Patienten den Greifversuch ausführen: Nachdem zunächst mit offenen Augen nach einem in verschiedenen Stellungen gehaltenen Gegenstande gegriffen worden ist, wird derselbe Versuch bei geschlossenen Augen wiederholt und dabei auf Abweichungen in den verschiedenen Ebenen des Raumes geachtet. Um optische Fehler aus-

[1]) Reich: Zur Prüfung des spontanen Vorbeizeigens und der verstibulären Zeigereaktion. Österr. otol. Ges. 1911. Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 10, S. 159. 1912.

[2]) Rothmann: Der Greifversuch und seine diagnostische Bedeutung. Berlin. Ges. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. I. 1915. Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie Bd. 11, S. 248. 1915.

zuschließen, wird derselbe Versuch auf akustische (mit einem Cri-cri-Instrument) und auf taktile Reize hin ausgeführt.

v. LIEBERMANN[1]) läßt die Versuchsperson dieselben Greifbewegungen innerhalb eines Quadrates machen, das er sich vor der Versuchsperson ausgespannt denkt, dessen Ecken von den verlängerten Sehachsen des Patienten gebildet werden.

Wir selbst nehmen die Prüfung so vor, daß wir der Versuchsperson zuerst zeigen bei offenen Augen, wie sie die Zeigebewegung auszuführen hat. Darauf lassen wir die Augen schließen und prüfen bei zurückgeneigtem Kopfe mit beiden Armen zugleich, indem wir die Zeigefinger des Patienten einen Augenblick an den unseren festhalten, dann mit gestreckten Armen auf- und abwärts und wieder aufwärts bis an unsere vorgehaltenen Zeigefinger fahren lassen und häufig die Stellung der vorgehaltenen Finger symmetrisch zur Versuchsperson wechseln [GRAHE[2])] (Abb. 215). Bei dieser Art der Zeigeprüfung kommen auch geringe Tendenzen, vorbeizuzeigen, zum Ausdruck. Die Methodik ist viel empfindlicher als die von BÁRÁNY angegebene, wie sich besonders sinnfällig aus dem Ausfall bei kalorischer Schwachreizung ergibt (s. S. 977).

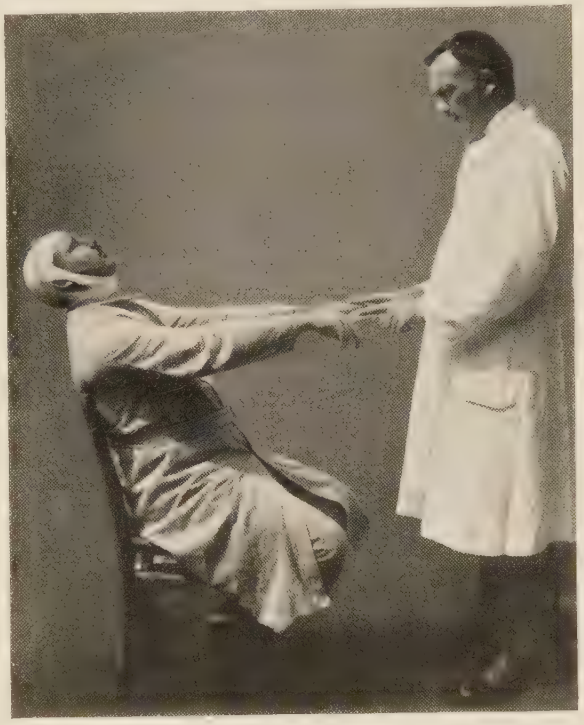


Abb. 215.

KOBRAK[3]) hat vorgeschlagen, die Prüfung so auszuführen, daß man dem Patienten den steifgestreckten (evtl. leicht geschienten) Arm auf- und abwärts bewegt und ihn auffordert, bei geschlossenen Augen dieselbe Auf- und Abwärtsbewegung auszuführen („Wegprüfung").

BENJAMINS[4]) wandte eine von MALAN angegebene Methodik an: Er ließ die Versuchsperson mit den farbstoffbestrichenen Zeigefingern auf das Zentrum einer Scheibe stoßen, die auf dem Drehstuhl angebracht war. Auf der Scheibe waren drei konzentrische Kreise im Abstande von 3 cm angebracht.

Bei solcher Versuchsanordnung fand er nach dem Drehen bei 55 Personen 16mal Vorbeizeigen in der Drehrichtung, 12mal das entgegengesetzte Verhalten, 4mal „gekreuzten" Typ, d. h. Vorbeizeigen mit der rechten Hand nach links, mit der linken nach rechts; 8 Personen wichen stets nach derselben Seite ab.

HELLMANN[5]) hat eine von WODAK und FISCHER[6]) ersonnene Methodik (bei kalorischer Reizung) auch beim Drehen angewandt: Er ließ die subjektive Körperfühlmediane nach dem Drehen nach bestimmten Zwischenzeiten von der Versuchsperson angeben und zeichnete die mit dem rechten und linken Arm angegebenen Punkte auf.

[1]) v. LIEBERMANN: Empfindliche Methode zur Prüfung des Vorbeizeigens bei Labyrinthstörungen usw. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 56, S. 167. 1920.

[2]) GRAHE: Kalorische Auslösung der Vestibularreaktionen usw. Passows Beitr. Bd. 15, S. 167. 1920.

[3]) KOBRAK: Über klinische Ergebnisse der Untersuchungen des Innenohres auf Grund der neueren Vestibularprüfungen. Passows Beitr. Bd. 20, S. 1. 1923.

[4]) BENJAMINS: L'influence de la rotation sur l'épreuve de l'index (Zeigeversuch de Bárány). Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 7, S. 333. 1922. Ref. Zentralbl. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 2, S. 186. 1923.

[5]) HELLMANN: Zum Studium der Abweichreaktionen nach Reizung des Vestibularapparates. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 9, S. 424. 1924.

[6]) WODAK u. FISCHER: Zur Analyse des Bárányschen Zeigeversuches. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 58. 1924.

Er fand, daß nach dem Drehen die Körperfühlmediane nach der gedrehten Seite verlegt wird, und zwar mit dem der Drehrichtung gleichnamigen Arme stärker als mit dem ungleichnamigen. Die Abweichung klingt schnell ab, auf dem ungleichnamigen Arm schneller als auf dem gleichnamigen.

Beyer und Lewandowsky[1]) haben vorgeschlagen, den Zeigeversuch nicht nur in der Sagittal- und Horizontalebene (wie Bárány) auszuführen, sondern auch in der Frontalebene, indem man die Versuchsperson den quer vorgehaltenen Finger durch Auf- und Abwärtsbewegungen in der Frontalebene wieder treffen läßt.

Wenn auch nicht bei der Drehung, sondern nur nach kalorischer Reizung angewandt, so sei in diesem Zusammenhange doch eine sehr einfache Methode zur Fixation der Zeigeresultate von Ohnacker[2]) angeführt: Dieser läßt die Versuchsperson auf eine vorgehaltene Tafel mit ausgestreckten Armen Kreise zeichnen. Beim Abweichen verschiebt sich die Kreisfigur nach der entsprechenden Seite. Einfache Auf- und Abbewegungen, wie sie Weill[3]) angibt, hat auch Ohnacker versucht; diese ergaben aber nicht so gute Resultate.

Roorda[4]) ließ die Versuchspersonen in Schulterweite gezogene parallele Linien bei geschlossenen Augen mit der rechten und linken Hand nachzeigen und fand Vorbeizeigen fast stets im Sinne von Bárány.

Der Zeigeversuch ist ein äußerst komplizierter Vorgang, der deshalb auch mannigfachen Einflüssen unterlegen ist. Auf die Wichtigkeit, diese Verhältnisse auch bei der Beurteilung vestibularen Vorbeizeigens zu berücksichtigen, hat Seng[5]) besonders hingewiesen.

Bei der Zeigebewegung handelt es sich um eine koordinierte Bewegung [Förster[6])]. Bei einer solchen ist Vorbedingung die Vorstellung des Effektes, die sich zusammensetzt aus der räumlichen Vorstellung und den Erinnerungsbildern aller durch diese Bewegung hervorgerufenen sensiblen Eindrücke, deren materielles Substrat die Großhirnrinde ist. Der Innervationsgrad der ausgewählten Muskeln wird im wesentlichen während der Bewegung selbst mit Hilfe der sensiblen Merkmale geregelt, wenn — wie das bei unseren Zeigeprüfungen der Fall ist — die optische Kontrolle und die optischen Tonuseinflüsse [Metzger[7])] durch Augenschließen ausgeschaltet sind. Diese sensible Regulierung, welche größtenteils unbewußt abläuft, wirkt auf motorische Zellen des Rückenmarkes (spinale Koordination nach Förster), des Kleinhirns (cerebellare Koordination) und des Großhirns (cerebrale Koordination). Den Ablauf dieser Reflexe können mannigfache Einwirkungen modifizieren.

Als solche kommen *sensible Reize* in Betracht. So konnten wir auch bei fehlendem Labyrinth durch kalorische Reizung des Ohres Vorbeizeigen erzeugen [Grahe[8])]. Griessmann[9]) beschrieb Vorbeizeigen beim Auflegen kalter und heißer Lappen auf den Hals. Bei systematischer Nachprüfung dieser Versuche konnten wir in Gemeinschaft mit Völger [vgl. Voss[10])] auch durch sensible Reizung anderer Körperstellen Vorbeizeigen auslösen, fanden aber keine Gesetzmäßigkeit in der Richtung der Abweichung. Ähnliche Beobachtungen stammen von Přecechtěl[11]), der bei sensiblen Kopfreizen eine nicht gesetzmäßige Beeinflussung des Vorbeizeigens beobachtete, Versuche, die allerdings von Thielemann[12])

[1]) Beyer u. Lewandowsky: Über den Bárányschen Zeigeversuch. Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie Bd. 19, S. 359. 1913.

[2]) Ohnacker: Graphische Abweicheprüfung. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 8, S. 547. 1924.

[3]) Weill: Inscriptions des mouvements réactionels. Oto-rhino-laryngol. internat. Bd. 8, S. 22. 1924. Ref. Zentralbl. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 6, S. 38. 1924.

[4]) Roorda: Der Einfluß der Drehung auf den Zeigeversuch von Bárány. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 113, S. 97. 1925.

[5]) Seng: Der Bárányesche Zeigeversuch. Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 19, S. 57. 1921.

[6]) Förster: Physiologie und Pathologie der Koordination. Jena 1902.

[7]) Metzger: Biol. Abend Frankfurt a. M. Klin. Wochenschr. Jg. 4, S. 853. 1925.

[8]) Grahe: Kalorische Auslösung der Vestibularreaktionen usw. Passows Beitr. Bd. 15, S. 167. 1920. — Grahe: Otologische Diagnostik. Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 21, S. 114. 1923.

[9]) Griessmann: Kalorische Erregung des Ohrlabyrinthes. Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 19, S. 336. 1922.

[10]) Voss: Gibt es eine frontopontino-cerebellare Bahn? Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 3, S. 195. 1922 (Kongreßbericht).

[11]) Přecechtěl: Déviations de l'épreuve de l'index causées par les excitations de la peau. Ann. des maladies de l'oreille etc. Bd. 41, S. 991. 1922.

[12]) Thielemann: Die experimentelle Ausschaltung der Bárányschen Abweichereaktion. Passows Beitr. Bd. 20, S. 213. 1924.

nicht bestätigt wurden. Auch MITTELMANN[1]) sah Beeinflussung des Armtonus durch Tast- und Schmerzreize. Reflektorische, nicht gesetzmäßige Einwirkungen von Hautreizen auf das Zeigen beschreiben ebenfalls WODAK und FISCHER[2]). Im Gegensatz zu diesen Autoren beschreiben GOLDSTEIN und RIESE[3]) nach Chloräthylabkühlung des Halses regelmäßig eine Tendenz des Körpers, sich zum Reize hinzuneigen, also Vorbeizeigen nach der gleichen Seite.

Des weiteren können *Muskelaktionen* reflektorisch auf den Zeigeversuch einwirken. Solche Beeinflussungen des Muskeltonus bei Innervation anderer Muskeln teilt MITTELMANN[1]) mit. SVEN INGVAR[4]) beschreibt Vorbeizeigen nach außen beim Ausstrecken des anderen Armes nach der Seite, das nur eintritt beim Stehen mit geschlossenen Füßen, während es beim breitbeinigen Stehen ausbleibt. Nach GOLDSTEIN und RIESE[5]) tritt dieses Vorbeizeigen nach der anderen Seite nur ein, wenn man den Arm brüsk abduzieren läßt; bei leichtem Seitwärtsheben desselben zeigt die Versuchsperson nach der gleichen Seite, also nach innen vorbei. Da dieses Vorbeizeigen um so stärker auftritt, je höhere Gewichte man in die andere Hand nimmt, so hält INGVAR diese Tonusbeeinflussung für eine Gleichgewichtsreaktion. Dieses Vorbeizeigen tritt auch auf, wenn man im Sitzen ein Bein ausstreckt: man bekommt Abweichen des Armes nach innen oder außen, je nachdem man das Bein ab- oder adduzieren läßt. GOLDSTEIN und RIESE[6]) haben besonders hervorgehoben, daß Bewegungen eines Gliedes solche anderer Glieder beeinflussen (induzierte Tonusänderungen) und dabei eine sehr weitgehende Gesetzmäßigkeit beschrieben. Auch FISCHER[7]) hat mitgeteilt, daß bei Außenrotation eines Beines Vorbeizeigen nach der gleichen Seite auftrete oder beim Ausstrecken eines Armes nach vorn der andere nach innen vorbeizeigt. Eine Bestätigung mit weitgehender Übereinstimmung mit den von MAGNUS und DE KLEYN gefundenen Labyrinth- und Hals-Körper-Stellreflexen bringt auch ZINGERLE[8]).

Jedoch nicht nur gleichzeitige, sondern auch kurz vorhergehende Muskelaktionen können nachwirkend Tonusstörungen hervorrufen, wie der bekannte KOHNSTAMMsche Versuch[9]), die nachträgliche unwillkürliche Hebung des Armes nach starker Anspannung des M. deltoides, zeigt. Auch GERTZ[10]) hat solche Wirkungen nach aktiven Muskelanstrengungen an Armen und Beinen gesehen. Ebenso beschreibt MATTHAEI[11]) solche Nachbewegungen an allen kräftigen Muskeln und ihre Einwirkung auf den Zeigeversuch. Wir selbst haben seit längerem die Beobachtung gemacht, daß, wenn man den Arm nur kurze Zeit ohne besondere Anstrengung zur Seite ausgestreckt hält, danach Vorbeizeigen nach der ausgestreckten Seite eintritt. FISCHER fand, daß beim plötzlichen Fallenlassen des nach vorn gestreckten Armes im anderen Schultergelenke nach außen vorbeigezeigt wird.

Auch die *Kopfstellung* hat, wie wir auch aus Tierversuchen wissen, Einfluß auf den Armmuskeltonus.

Schon DELAGE und in gleicher Weise AUBERT (S. 910) fand, daß eine Versuchsperson, die bei verbundenen Augen mit einem durch beide Hände gehaltenen Stabe ein gegenüberliegendes Merkzeichen zu treffen aufgefordert war, bei Kopfdrehung meistens etwa 15° nach der gleichen Seite von dem Merkzeichen vorbeitraf; es kam jedoch auch das umgekehrte Verhalten vor. BÁRÁNY (S. 909) stellte fest, daß das Vorbeizeigen eine Funktion von zwei Variabeln sei, des Vestibularreizes und des Kopfstellungsreizes: wenn er einen rotatorischen Nystagmus nach links erzeugte, dann wurde von der Seite (horizontal) richtig gezeigt. Ließ er den Kopf nach rechts drehen, dann wurde nach aufwärts vorbeigezeigt. Auch beim Kopfbeugen oder Kopfneigen sah er bei bestehenbleibendem Bogengangsreiz

[1]) MITTELMANN: Über länger anhaltende Beeinflussungen des Kontraktionszustandes der Skelettmuskeln des Menschen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 196, S. 531. 1922.

[2]) WODAK u. FISCHER: Zur Analyse des Bárányschen Zeigeversuches. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 58, S. 404. 1924.

[3]) GOLDSTEIN u. RIESE: Über den Einfluß sensibler Hautreize auf die sogenannten vestibularen Reaktionsbewegungen usw. Klin. Wochenschr. Jg. 4, S. 1201 u. 1250. 1925.

[4]) INGVAR, SVEN: Von spinalem Vorbeizeigen. Acta med. scandinav. Bd. 57, S. 313. 1922.

[5]) GOLDSTEIN u. RIESE: Über induzierte Veränderungen des Tonus. III. Klin. Wochenschrift Jg. 2, S. 2338. 1923.

[6]) GOLDSTEIN u. RIESE: Über induzierte Veränderungen des Tonus beim normalen Menschen. Klin. Wochenschr. Jg. 2, S. 1201. 1923.

[7]) FISCHER, BRUNO: Der Einfluß von Sensibilitätsstörungen auf den Bárányschen Zeigeversuch. Med. Klinik Bd. 19, S. 1050. 1923.

[8]) ZINGERLE: Über Stellreflexe und automatische Lageänderungen des Körpers beim Menschen. Klin. Wochenschr. Jg. 3, S. 1845. 1924.

[9]) KOHNSTAMM: Demonstration von katatonieartigen Erscheinungen beim Gesunden (Katatonusversuch). Neurol. Zentralbl. Bd. 34, S. 290. 1915.

[10]) GERTZ: Action motrice induite. Acta med. scandinav. Bd. 57, S. 41. 1923.

[11]) MATTHAEI: Nachbewegungen beim Menschen. Klin. Wochenschr. Jg. 2, S. 2285. 1923.

die Richtung des Vorbeizeigens sich ändern; er fand dabei Einflüsse von sensiblen Halsreflexen und von Otolithen wirksam. Reinhold[1]) zeigte, daß bei Kopfdrehungen die Tendenz besteht, nach der entgegengesetzten Seite vorbeizuzeigen, und konnte nachweisen, daß es sich dabei um Halsreflexwirkung handelt. Fischer[2]) fand, daß bei Seitendrehung des Kopfes nach der entgegengesetzten, bei Neigung des Kopfes auf die Schulter nach der gleichen Seite vorbeigezeigt wird.

Beim Zustandekommen dieser Zeigeabweichungen durch Kopfstellungsänderungen kommen mehrere Faktoren in Betracht: einmal reine Halsreflexwirkungen (Bárány, Reinhold, Fischer), wie wir sie einwandfrei durch die Tierversuche von Magnus und de Kleyn kennen; ferner nehmen einige Autoren Verschiebungen der Gefäßfüllung des Gehirns und Änderungen des Endolymphdruckes im Labyrinth an [Scász[3]) u. a.], eine Anschauung, der wir nicht beipflichten können, da wir bei Schädeltrepanierten die Druckänderungen im Schädelinnern infolge Kopfdrehung und -neigung häufig verschieden fanden, wenn die Patienten aufrecht sitzend oder liegend untersucht wurden, während die Zeigeabweichungen dabei keine Änderung erfuhren [Grahe[4])]. Außerdem kommen unter Umständen Veränderungen der Schwerkraftwirkung auf die Otolithen in Frage. So fand Bárány[5]) bei akuter Labyrinthausschaltung rechts einen horizontal-rotatorischen Nystagmus nach links und Vorbeizeigen nach rechts in Rückenlage, während in linker Seitenlage bei unverändertem Nystagmus kein Vorbeizeigen (im Handgelenk) mehr nachzuweisen war. Dazu kommen Änderungen der Raumvorstellung, wie sie Delage (vgl. Aubert S. 910) schon nachwies. Er bekam bei Drehung des Kopfes die Empfindung, als ob der Körper in bezug auf den Außenraum um einen bestimmten Winkel nach der Gegenseite gedreht worden sei. In gleicher Weise haben diese Empfindung auch Wodak und Fischer (zitiert auf S. 918) beschrieben. Hierauf beruht auch, daß wir — analog Feststellungen von Goldstein und Riese bei Augenwendungen — bei Kopfdrehung mit offenen Augen die Tendenz, zur gleichen Seite vorbeizuzeigen, feststellen konnten, während bei Kopfdrehung mit geschlossenen Augen, wie erwähnt, nach der entgegengesetzten Seite vorbeigezeigt wird (Grahe: zitiert auf S. 944). Güttich[6]) nimmt an, daß die Verlagerung des Schwerpunktes des Körpers dabei eine Rolle spielt, da er entsprechende Verlagerung durch „Peilen", d. h. Fixation über zwei feste Punkte feststellen konnte.

Auch die *Stellung der Augen* hat auf den Ausfall des Zeigeversuches Einfluß. So fanden Aubert-Delage (zitiert auf S. 910) und Fischer[2]) bei Blickwendung die Tendenz, nach der entgegengesetzten Seite vorbeizuzeigen. Kiss[7]) hingegen beschrieb dabei Vorbeizeigen nach der gleichen Seite. Bárány[8]) klärte diesen Widerspruch auf, indem er feststellte, daß Vorbeizeigen nach der gleichen Seite durch Blickwendung bei geöffneten, nach der entgegengesetzten Seite bei geschlossenen Augen eintritt. Schon vorher hatte v. Weizsaecker[9]) gefunden, daß eine Versuchsperson einen vor ihr bezeichneten Punkt mit einer gewissen Streuung zu treffen vermag, daß forciertes Augenwenden nach rechts eine Linksverschiebung der Aberration, ein solches nach links eine Rechtsverschiebung bewirkt. Eine ähnliche Versuchsanordnung traf Müller[10]). Dieser ließ die Versuchsperson einen Punkt fest fixieren und darauf bei geschlossenen Augen den Punkt markieren. Bei Kopfdrehung und bei forcierter Blickwendung hinter den geschlossenen Augen ergab sich bei 8 Personen 7mal ein Abweichen nach der Gegenseite. Ähnliche Resultate erhielt er bei vorheriger hap-

[1]) Reinhold: Abhängigkeit der Bárányschen Zeigereaktion von der Kopfhaltung. Jahrb. f. Psychiatrie u. Neurol. Bd. 35, S. 145. 1914.

[2]) Fischer: Der Einfluß der Blickrichtung und Änderung der Kopfstellung auf den Bárányschen Zeigeversuch. Wien. klin. Wochenschr. 1924, S. 1169.

[3]) Scász: Einfluß der Kopfhaltung auf den Zeigeversuch. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 3. S. 229. 1922 (Kongreßbericht).

[4]) Grahe: Halsreflexe bei Änderung der Vestibularerregungen durch Kopfstellungsänderung. Med.-biol. Abend d. Univ. Frankfurt a. M., III. 1923. Ref. Med. Klinik Bd. 19. S. 849. 1923.

[5]) Bárány: Eine bisher unbekannte Funktion des Otolithenapparates. Österr. otol. Ges. 1911. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 45, S. 458. 1911.

[6]) Güttich: Halsreflexe und vestibuläres Vorbeizeigen. Berlin. otol. Ges., Dez. 1924. Ref. Folia-oto-laryngol. II, Bd. 24, S. 372. 1925.

[7]) Kiss: Vorbeizeigen bei kräftigem Seitwärtsblicken. Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie Bd. 65, S. 68. 1921.

[8]) Bárány: Das Fischersche und Kißsche Vorbeizeigen bei Seitenwendung der Augen. Acta oto-laryngol. Bd. 4, S. 94. 1922.

[9]) v. Weizsaecker: Über einige Täuschungen in der Raumwahrnehmung bei Erkrankung des Vestibularapparates. Dtsch. Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. 64. 1919.

[10]) Müller, O.: Über den Einfluß der Kopf- und Augenstellung auf die Lokalisationsbewegungen des Armes. Dtsch. Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. 78, S. 325. 1923.

tischer Orientierung. Er erklärt dieses Verhalten aus einer veränderten optisch-räumlichen Vorstellung. Diese Veränderung besteht darin, daß bei der Seitwärtsbewegung der Augen nicht eine einheitliche, sondern zwei disparate Raumvorstellungen zustande kommen, von denen die eine dadurch das Übergewicht erhält, daß sie an das Lokalisationsziel gebunden ist. Dieses zieht die Aufmerksamkeit auf sich, wobei ein Impuls zur Augenwendung entsteht. Die Richtung der Aufmerksamkeit oder dieses Bewegungsimpulses ist maßgebend für die Richtung der Zeigeabweichung. Goldstein und Riese[1]) fanden in ähnlicher Weise, daß der Wechsel der Zeigerichtung bei Blickwendung nicht auf Schließen und Öffnen der Augen beruht, sondern davon abhängig ist, ob mit der Blickwendung eine Einstellung der Versuchsperson nach der gleichen Seite verbunden ist. Ist dieses der Fall, dann zeigt die Person nach der gleichen Seite vorbei (Seitwärtsblicken beim Anschauen eines seitlich befindlichen Gegenstandes, also bei der gewöhnlichen Blickwendung mit offenen Augen; oder bei geschlossenen Augen, wenn keine reine Augenwendung ausgeführt wird, sondern die Versuchsperson sich einen seitlichen Gegenstand dabei vorstellt). Ist hingegen keine Seiteneinstellung damit verbunden (einfache Seitenwendung der Augen bei geschlossenen Lidern oder reine Seitenwendung bei offenen Lidern, ohne einen bestimmten Gegenstand anzublicken), dann tritt Vorbeizeigen nach der entgegengesetzten Seite auf. Goldstein und Riese fassen dieses als durch die Augenmuskelinnervation reflektorisch bedingt auf.

Den Einfluß rein *psychischer Faktoren* auf das Vorbeizeigen beweisen Versuche von Bauer und Schilder[2]), die in der Hypnose eine Umdrehung der Umgebung suggerierten und fanden, daß Vorbeizeigen entgegengesetzt der Drehrichtung auftritt, das durch Kopfbeugen um 90° geringer wurde. Doch waren die Versuchsresultate nicht einheitlich [Brunner[3])]. Da die Eigendrehung der wichtigste Faktor für die Reaktionsbewegungen ist, diese aber nicht immer in einem bestimmten Verhältnis zur Scheinbewegung der Umgebung steht, veranlaßte Bondy[4]) Schilder zur Suggerierung einer Eigendrehung und fand, wie erwartet, bei einer Versuchsperson regelmäßig dann Vorbeizeigen nach der entgegengesetzten Richtung. Der Einfluß der Richtungsvorstellung kommt deutlich zum Ausdruck, wenn man seitlich neben dem Patienten stehend Vorbeizeigen prüft. Dieser zeigt dann nach dieser Seite vorbei [Grahe[5])]. Goldstein und Riese[6]) konnten zeigen, daß dieses Vorbeizeigen auch auftritt, wenn die Prüfung von einem gerade vor dem Patienten stehenden Untersucher ausgeführt wird, aber die sprechende Person seitlich steht, demnach auf einer Veränderung der Richtungsvorstellung beruht.

Welche Hirnteile für das Zustandekommen des Vorbeizeigens von Bedeutung sind, ist noch unsicher. Bárány nimmt im Kleinhirn Richtungszentren für die verschiedenen Gelenke an und konnte mittels der Trendelenburgschen Abkühlungsmethode von verschiedenen Punkten des Kleinhirns aus Vorbeizeigen hervorrufen, Beobachtungen, die Schmiegelow[7]) im wesentlichen bestätigt hat. Andererseits sind aber von André-Thomas, Berggren, Sven Ingvar [vgl. Dusser de Barenne[8])] und Bárány[9]) selbst mit dieser Lokalisationstheorie nicht übereinstimmende Beobachtungen gemacht worden. Deshalb erscheinen die Ausführungen von Goldstein[10]) beachtenswert, der die Annahme bestimmter Koordinations- und Richtungszentren im Kleinhirn ablehnt. Er erklärt die Vorbeizeige- und Abweichereaktion bei Kleinhirnläsion aus dem Hervortreten der Wirkung eines besonders primitiven Automatismus, die sich in einer Tendenz zu Abductions- und Streckbewegungen kundtut und unter normalen Verhältnissen durch cerebrale Direktiven nicht zum Ausdruck kommt.

[1]) Goldstein u. Riese: Über induzierte Veränderungen des Tonus. III. Blickrichtung und Zeigeversuch. Klin. Wochenschr. Jg 2, S. 2338. 1923.

[2]) Bauer u. Schilder: Über einige psychophysiologische Mechanismen funktioneller Neurosen. Zeitschr. f. Neurol. 1919, S. 279.

[3]) Brunner: Erwiderung auf die Arbeiten von Bauer und Schilder. Dtsch. Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. 66, S. 261. 1920.

[4]) Bondy: Die vestibularen Reaktionsbewegungen nach Drehungen. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 80, S. 56. 1920.

[5]) Grahe: Otologische Diagnostik. Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 21, S. 114. 1923.

[6]) Goldstein u. Riese: Über induzierte Veränderungen des Tonus. III. Blickrichtung und Zeigeversuch. Klin. Wochenschr. Jg. 2, S. 2338. 1923.

[7]) Schmiegelow: Contributions cliniques à la localisation des centres de coordination du cervelet. Acta oto-laryngol. Bd. 4, S. 134. 1922.

[8]) Dusser de Barenne: Die Funktionen des Kleinhirns, in Handb. d. Neurol. d. Ohres von Alexander-Marburg, S. 589. Berlin-Wien 1924.

[9]) Bárány: Was mit Sicherheit festgestellt und was noch unentschieden ist betreffs der Lokalisation im Cerebellum. Oto-laryngol. Sekt., Stockholm, V. 1919. Zentralbl. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 2, S. 391. 1923.

[10]) Goldstein: Über die Funktion des Kleinhirns. Klin. Wochenschr. Jg. 3, 1255. 1924.

Auch Reizungen des vorderen Stirnhirnpoles rufen Vorbeizeigen hervor, und zwar vorwiegend nach der kontralateralen Seite [Scász und Podmanitzky, Gerstmann, Blohmke und Reichmann u. a.; vgl. Blohmke[1]), Voss[2]), Charousek und Kubie[3])].

Die mannigfachsten Faktoren vermögen also auf den Ausfall des Vorbeizeigens Einfluß zu gewinnen.

Schaltet man die eben genannten extralabyrinthären Faktoren aus, dann kommen für den Ausfall des Vorbeizeigens nach passiver Drehung zwei Momente in Betracht:

1. die nach dem Drehen auftretende Abweichereaktion der Arme,
2. die durch die subjektive Drehnachempfindung entstehende Raumverlagerung [Wodak[4])].

Die Abweichereaktion kommt am deutlichsten zum Ausdruck, wenn die Zeigebewegung langsam ausgeführt wird [Fischer und Wodak[5])]. Sie erfolgt nach Linksdrehung nach der linken Seite.

Wenn man deshalb nach 10maliger Linksdrehung die Versuchsperson auffordert, die subjektive Mediane zu zeigen [Wodak[6])], indem die Armbewegung langsam ausgeführt wird, dann zeigt sie nach der linken Seite vorbei (die Mediane wird „verlagert" gezeigt, weil die Abweichereaktion die gegensinnige Änderung der Raumvorstellung verdeckt).

Sobald aber die Armbewegung schnell vor sich geht, dann kommt die Abweichereaktion nicht zur Auswirkung. Es tritt dann als wesentlicher Faktor die subjektive Drehnachempfindung nach rechts ein und die Versuchsperson zeigt die Mediane nach rechts vorbei (die Mediane ist „verschoben" im Sinne der Drehempfindung).

Wird aber der Zeigeversuch so ausgeführt, daß nicht die subjektive Körpermediane gezeigt wird (absolutes Zeigen), sondern daß ein vorher bezeichneter Punkt (vorgehaltener Finger) berührt werden soll (relatives Zeigen), dann fällt das Vorbeizeigen sowohl bei langsamer wie bei schneller Zeigebewegung nach links aus. Bei langsamer Zeigebewegung tritt wiederum die Abweichereaktion nach links ausschlaggebend ein; bei schneller Bewegung hingegen die Drehnachempfindung. Da diese nach rechts gerichtet ist, so glaubt sich die Versuchsperson von einem haptisch dargebotenen Raumpunkt (vorgehaltener Finger) nach rechts zu drehen und zeigt ihn deshalb nach links vorbei.

Es kommt also beim Vorbeizeigen nach passiver Drehung sowohl eine Koordinationsstörung — die Abweichereaktion — in Betracht, die Bárány, Goldstein und Riese[7]) als allein wirkenden Faktor ansahen, wie ein psychischer Faktor — die Drehempfindung —, welchen Bondy[8]) allein für wesentlich hielt.

[1]) Blohmke: Beitrag zur Frage des Vorbeizeigens und seiner cerebralen Auslösung. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 4, S. 366. 1923.

[2]) Voss: Gibt es eine fronto-pontino-cerebellare Bahn? Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 3, S. 191. 1922 (Kongreßbericht).

[3]) Charousek u. Kubie: Über die funktionellen Beziehungen zwischen Stirnhirn und Kleinhirn. Passows Beitr. Bd. 21, S. 118. 1924.

[4]) Wodak: Zur Analyse des Bárányschen Zeigeversuches. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 59, S. 257. 1925.

[5]) Fischer u. Wodak: Zur Analyse des Zeigeversuches. II. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 58, H. 12. 1924.

[6]) Wodak u. Fischer: Zur Analyse des Bárányschen Zeigeversuches. I. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 58, S. 404. 1924.

[7]) Goldstein u. Riese: Über induzierte Veränderungen des Tonus. V. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 58, S. 1. 1924.

[8]) Bondy: Die vestibularen Reaktionsbewegungen nach Drehung. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 80, S. 56. 1921.

Die Wichtigkeit beider Faktoren haben wohl Bárány, Seng[1]) und besonders Hellmann[2]) geahnt, klar erkannt wurde sie aber erst von Fischer und Wodak.

Aus der unbewußten Vermischung dieser beiden Faktoren (beim absoluten Zeigen je nach der schnellen oder langsamen Ausführung der Zeigebewegung) sind die teilweise widersprechenden Ergebnisse früherer Untersucher zu erklären (wie z. B. Benjamins).

Brunner nimmt an, daß die subcortical ausgelöste Koordinationsstörung als Vorbeizeigen nur in Erscheinung trete, wenn durch den Labyrinthreiz die cerebrale Koordination gestört sei (labyrinthärer Schwindel). Gegen diese Anschauung ist mit Recht geltend gemacht worden (Bauer und Schilder, Löwy, Seng, Güttich, Blohmke u. a.), daß das Vorbeizeigen auch ohne Schwindel auftritt, wie wir es besonders bei der kalorischen Schwachreizprüfung (s. später) immer wieder beobachten können. Auch gibt es Patienten mit organischen Kleinhirnerkrankungen, die ohne Schwindel spontan vorbeizeigen.

Als *zentrale Bahn für die Reaktionsbewegungen* nimmt Bárány direkte Fasern des Vestibularis zu dem Kleinhirn an. Die Existenz dieser von Edinger u. a. gefundenen Fasern ist aber nicht unbestritten [Lewandowsky[3])]. Dazu kommt, daß nach den Tierversuchen von Lange[4]) und Magnus und de Kleyn es überhaupt fraglich ist, ob der direkte Reflexbogen der vestibulären Reaktionsbewegungen über das Kleinhirn verläuft. Auch am Menschen sind vereinzelte Beobachtungen gemacht worden, daß nach Kleinhirnausfall das Vorbeizeigen experimentell auslösbar blieb [Stella[5])].

Thielemann[6]) hat angenommen, daß der Reflexbogen für das vestibuläre Vorbeizeigen über den Trigeminus verlaufe, da er nach Ausschaltung sensibler Trigeminusäste durch Cocainisieren des Mittelohres und der Nasenschleimhaut nicht nur Ausbleiben des Vorbeizeigens bei kalorischer, sondern auch bei rotatorischer Vestibularreizung fand. Doch haben wir selbst an einer Patientin mit vollkommener Lähmung des sensiblen Trigeminus einer Seite die Thielemannschen Angaben nicht bestätigen können [Grahe[7])]. Ähnliches teilt auch Wodak[8]) mit.

R. Fischer[9]) nimmt als Grund dieser Beeinflussung im Gegensatz zu Thielemann an, daß der Trigeminus der Vermittler vasomotorischer Reflexe im Zentralorgan wie im mittleren und inneren Ohre sei.

Die Abweichereaktion (Ab.-R.) der Arme.

Wir führten schon an, daß Bárány (vgl. S. 941) die ausgestreckten Arme während der Drehung in der Drehrichtung, nach dem Anhalten nach der gleichen Seite abweichen sah und daraus die Zeigereaktion ableitete. Diese

[1]) Seng: Der Bárányesche Zeigeversuch. Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 19, S. 57. 1921.

[2]) Hellmann: Zum Studium der Abweichereaktionen nach Reizung des Vestibularapparates. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 9, S. 424. 1924.

[3]) Lewandowsky, vgl. Marburg: zitiert auf S. 922.

[4]) Lange: Inwieweit sind die Symptome, welche nach Zerstörung des Kleinhirns beobachtet werden, auf Verletzungen des Acusticus zurückzuführen? Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 50.

[5]) Stella: Nouveaux aperçus sur la physiol. du cervelet etc. Ann. des maladies de l'oreille etc. Bd. 41, S. 345. 1922.

[6]) Thielemann: Die experimentelle Ausschaltung der Bárányschen Abweichereaktion. Passows Beitr. Bd. 20, S. 213. 1924.

[7]) Grahe, K.: Der Einfluß des Trigeminus auf das Vorbeizeigen. Acta oto-laryngol. 1926.

[8]) Wodak: Physiologie des Vestibularapparates am Menschen. Folia-oto-laryngol. II. Tl. Ref. Bd. 23, S. 251. 1925.

[9]) Fischer, R.: Über die Beziehung der Vasomotilität zu dem Zeigeversuch und dem Gehörorgan überhaupt. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 8, S. 272. 1924.

„Abweichereaktion" wird deshalb von späteren Autoren meist synonym mit der „Vorbeizeigereaktion" gebraucht.

Fischer und Wodak (zitiert auf S. 937) treten aber für eine Trennung beider Phänomene ein, da das Abweichen der Arme ohne jede willkürliche Muskelaktion zustande kommt, während das Vorbeizeigen die Beeinflussung einer willkürlichen Bewegung darstellt.

Während nämlich Bárány und Goldstein und Riese (zitiert auf S. 945) annehmen, daß das Auftreten der Abweichereaktion an eine willkürliche Muskelinnervation gebunden sei, konnten Fischer und Wodak zeigen, wie auch schon Bondy (zitiert auf S. 948) annahm, daß auch ohne aktive Muskelinnervation solche Beeinflussung auftritt:

Sie ließen die Versuchsperson die Arme in zwei durch Gummischläuche elastisch aufgehängte Schlingen hineinstecken und zeichneten die Bewegungen der Arme auf, während die Versuchsperson die Arme schlaff in den Schlingen hängen ließ, indem sie eine Schreibfläche an den mit Bleistiften armierten Händen vorbeiführten. Die Bleistifte steckten in einer Hülse, aus der sie durch eine Spiralfeder ständig gegen die Schreibfläche gedrückt wurden, so daß die bei Seitenbewegung der Arme auftretende größere Entfernung der Hände von der Schreibfläche unmerklich ausgeglichen wurde. Wurde die Aufzeichnung nach 10maliger Umdrehung der Versuchsperson aufgenommen, dann sah man beide Arme unter gleichzeitiger Höhendifferenz (Arm-Tonus-Reaktion) in der Drehrichtung abweichen. Nach einiger Zeit trat Umkehr der Bewegung ein, und beide Arme wichen über die ursprüngliche Stellung hinaus nach der anderen Seite ab. Nach einiger Zeit erfolgte neuerliche Umkehr usf., so daß ein rhythmisch phasischer Ablauf der Abweichebewegungen resultierte.

Dieses Abweichen der Arme tritt nicht nur bei rotatorischer (oder andersartiger) vestibularer Reizung auf, sondern auch unter mannigfachen anderen Bedingungen (vgl. die Beeinflussung des Vorbeizeigens durch extralabyrinthäre Reize).

So bewirkt Kopfdrehung Abweichen der Arme nach der gleichen Seite (Goldstein u. Riese, zitiert auf S. 945; Wodak u. Fischer: zitiert auf S. 937). Da bei Kopfdrehung mit geschlossenen Augen Vorbeizeigen nach der Gegenseite erfolgt (Reinhold, Fischer), so ergibt sich daraus ebenfalls, daß man die unwillkürliche Abweichereaktion mit der willkürlichen Zeigereaktion nicht ohne weiteres gleichsetzen kann (Wodak u. Fischer).

Meistens gehen allerdings beide Reaktionen parallel. Solche Übereinstimmung konnten Fischer und Wodak (zitiert auf S. 937) bezüglich der spontanen Abweichereaktion feststellen.

Streckt man die Arme einfach aus, dann treten nämlich mehr oder weniger symmetrische Bewegungen beider Arme ein: sie gehen auseinander, nähern sich wieder, evtl. bis zum Sichüberkreuzen in der Mittellinie, weichen erneut auseinander usf., bis sie in einer Mittelstellung, die ungefähr der Schulterweite entspricht, stehenbleiben (Goldstein u. Riese, Fischer u. Wodak). Fischer u. Wodak konnten zeigen, daß für verschiedene Winkelstellungen der Arme die Geschwindigkeit der seitlichen Armbewegung verschieden ist. Zugleich sahen sie in verschiedenen Winkelstellungen auch ein Vorbeizeigen der Arme auftreten, dessen Stärke mit der Geschwindigkeit der spontanen Abweichereaktion der Arme parallel ging und das um so deutlicher auftrat, je langsamer die Zeigebewegung ausgeführt wurde, mit anderen Worten: je mehr sich die langsam eintretende Abweichereaktion auswirken konnte, während schnelle Zeigebewegung dieselbe nicht zum Ausdruck kommen ließ.

Die Arm-Tonus-Reaktion (ATR.).

In einem gewissen Stadium der Reizung des Vestibularapparates tritt eine differente Änderung der subjektiven Schwereempfindung auf: die Versuchsperson hat das Gefühl, daß die eine Körperhälfte leicht, die andere schwerer wird. Läßt man in diesem Stadium bei geschlossenen Augen die Arme ausstrecken, dann sinkt der Arm der subjektiv schwereren Seite ab, während der andere steigt [Arm-Tonus-Reaktion, Fischer und Wodak[1])].

[1]) Fischer u. Wodak: Eine neue Vestibularreaktion. Münch. med. Wochenschr. Jg. 69, S. 193. 1923. — Wodak u. Fischer: Über die Arm-Tonus-Reaktion. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 3, S. 215. 1922 (Kongreßbericht).

Während der Drehung tritt oft schon nach wenigen Umdrehungen diese Differenz auf, und zwar geht im allgemeinen während der Rechtsdrehung der linke Arm herunter und umgekehrt [Wodak[1])]. Doch kommen auch entgegengesetzte Reaktionen vor.

Deutlich ist die Differenz nach dem Anhalten. Doch darf man nicht sofort nach dem Anhalten prüfen, sondern muß 3 Minuten und darüber warten, bis die Reaktion deutlich in Erscheinung tritt. Dann sieht man Differenzen von wenigen Zentimetern bis Dezimetern. Die Höhendifferenz kehrt sich nach der Drehung um, nach Rechtsdrehung sinkt der rechte Arm herab. Die Reaktion dauert 15—30 Minuten und zeigt gelegentlich den mehrfach beschriebenen phasischen Umschlag, bei dem aber die objektive Änderung der Höhenlage der subjektiven Empfindungsänderung vorhergeht. Die Reaktion ist oft deutlicher, wenn man den Arm supinieren läßt.

Nach Wodak kommt die ATR. in 90% aller untersuchten Normalen vor, während Freund und Ferschner[2]) die Reaktion bei 28 Normalen in einem Viertel der Fälle nicht, von den restierenden in der Hälfte zweifelhaft fanden.

Auch spontan sieht man oft bei längerem Halten der ausgestreckten Arme Höhendifferenzen eintreten (nach Wodak in 20%, nach Freund und Ferschner in der Überzahl bei Normalen).

Extralabyrinthäre Reize wirken ebenfalls auf die Höhenlage der ausgestreckten Arme ein, so Muskelkontraktionen, Applikation sensibler Reize, Kopfstellungsänderungen u. a. (s. Beeinflussung des Vorbeizeigens durch extralabyrinthäre Reize), die aber im Gegensatz zu der vestibularen ATR. nur 1—2 Min. anhalten.

Fischer und Wodak[3]) haben das Absinken der Arme (allerdings nur bei kalorischer Reizung) auch kurvenmäßig dargestellt, indem sie von dem entblößten Arm in einer mit erwärmtem Quecksilber und Wasser gefüllten Wanne plethysmographische Kurven und solche der Höhenlage aufschrieben. Sie fanden dabei, daß auf kalorische Reize zwar auch Gefäßfüllungsänderungen des Armes auftreten können, daß diese aber nicht mit der ATR. parallel gehen. Es beruht somit die Schwereempfindung und das Absinken des Armes bei der ATR. nicht auf einer Volumenvermehrung, sondern auf tonischen Muskelinnervationen, wie schon Retjö[4]) früher gefolgert hatte.

Hellmann[5]) glaubt auf Grund einer Beobachtung von spontaner ATR. bei einem Gliosarkom des Kleinhirnwurmes, daß die ATR. eine Kleinhirnreaktion darstelle.

c) Drehreaktionen des Rumpfes.

Wie schon beschrieben, nimmt auch der Rumpf an den allgemeinen Reaktionen bei Reizung des Vestibularapparates teil. Man hat diese Reaktion des Körpers bisher als Fallreaktion bezeichnet und darunter nicht nur richtiges Fallen der Versuchsperson verstanden, sondern auch leichte Neigungen des Rumpfes.

Fischer und Wodak (zitiert auf S. 937) haben diese Körperreaktionen differenziert und unterscheiden den Körperdreh- von dem Körperneigungsreflex. Sie bezeichnen das durch diese Körperdrehung und -neigung resultierende Umfallen als „vestibulares Umfallen".

Während dieses den typischen Reflex bei kalorischer und galvanischer Reizung des Vestibularapparates darstellt, tritt es bei rotatorischer Erregung

[1]) Wodak: Neue Beiträge zur Funktionsprüfung des Labyrinthes. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 56, S. 826. 1922.

[2]) Freund u. Ferschner, zitiert nach Beck: Diskussionsbemerkung zu Wodak und Fischer: Über die Arm-Tonus-Reaktion. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 3, S. 254. 1922 (Kongreßbericht).

[3]) Fischer u. Wodak: Die Grundlagen und graphischen Registriermethoden der vestibularen Körperreflexe. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 202, S. 555. 1924.

[4]) Retjö: Bemerkungen zur ATR. nach Wodak-Fischer. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 57, S. 238. 1923.

[5]) Hellmann: Zur Bedeutung der Arm-Tonus-Reaktion für die Diagnose von Kleinhirnaffektionen. Klin. Wochenschr. Jg. 3, S. 1323. 1924.

nur ein, wenn man nach der Drehung die Versuchsperson aufstehen läßt, nachdem die erste negative Phase abgelaufen ist.

Eine ganz andere Reaktion tritt hingegen ein, wenn eine Änderung der Kopfstellung während der ersten zwei Drittel der ersten negativen Phase vorgenommen wird, wie es beim Aufstehen im allgemeinen geschieht. Die Versuchsperson fühlt sich dann mit großer Stärke zur Seite gezogen, so heftig, daß sie im allgemeinen umfällt. Diese Reaktion bezeichnen Fischer und Wodak im Gegensatz zu dem vestibularen Umfallen als „Fallreaktion". Sie erfolgt immer entgegen der Richtung der durch die Veränderung der Kopflage in der ersten negativen Phase neu erzeugten, durch das Purkinjesche Gesetz bestimmten Drehempfindung.

Auch während der Drehung kann die gleiche Fallreaktion hervorgerufen werden, am besten in der Weise, daß in nicht zu rascher gleichmäßiger Bewegung so lange gedreht wird, bis die Versuchsperson keine Drehempfindung mehr hat. Ändert man dann die Kopfstellung, dann tritt Fallreaktion entgegengesetzt der Drehempfindung (s. S. 917ff.) ein.

Bondy (zitiert auf S. 948) führt die Fallreaktion nach Drehung auf Reizung der frontalen Bogengänge zurück, aus deren wechselnder Stellung bei verschiedenen Kopflagen er die Änderung der Fallrichtung bei Kopfstellungsänderungen erklärt. Er fand, daß keine Fallreaktion eintritt, wenn man nach der Drehung den Kopf ruhig hält. Wenn man dagegen nach Drehung mit vorgeneigtem Kopf aufsteht und dabei den Kopf aufrichtet, dann tritt Fall in der Drehrichtung ein; hingegen nach Drehung mit zurückgebeugtem Kopfe beim Aufrichten Fall entgegengesetzt der Drehrichtung. Dreht man mit geradegestelltem aufrechtem Kopfe und beugt nach dem Anhalten denselben nach vorn, dann tritt Fall entgegengesetzt der Drehrichtung, beim Zurückbeugen solcher in gleicher Richtung ein.

Wir selbst konnten zeigen, daß man nach Drehung mit aufrechtem Kopfe die Fallrichtung mehrfach hintereinander wechseln kann, wenn man den Kopf abwechselnd nach vorn und rückwärts beugt. Da wir aber verschiedentlich nach schwacher Drehung diesen Wechsel der Fallrichtung, nach starkem Drehen aber nur Fall nach der Gegenseite beobachteten, sowohl bei rück- wie vorgebeugtem Kopfe, und der Fall nach der Gegenseite stets stärker ist als derjenige nach der gleichen Seite, so scheint uns die Bondysche Annahme nicht möglich, sondern eine Kombination von Drehreiz und Kopfstellungsreiz (Halsreflexe?) vorzuliegen [Grahe[1])].

Kragh[2]) maß die Rumpfbewegungen während der Drehung durch Befestigung einer ca. 1 m langen Stange am Rücken, die über einen Gradbogen lief:

Rumpfbewegungen in der frontalen Fläche treten auf beim Drehen mit hintüber- oder vornübergebeugtem Kopfe. Dieselben betragen bei rückgebeugtem Kopfe 3—12°, bei vorgebeugtem Kopf sind sie geringer. Kragh führt sie auf Reizung der vorderen vertikalen Bogengänge zurück. Rumpfbewegungen in der Sagittalebene sind undeutlich bei rückgebeugtem Kopfe, hingegen deutlich (3—12°) bei Drehung mit auf die Schulter geneigtem Kopfe. Kragh führt diese auf Reizung der hinteren vertikalen Bogengänge zurück. Doch erscheinen die Versuche nicht exakt, da der Kopf während der Drehung nicht genügend fixiert war.

Bárány[3]) machte die Beobachtung, daß nach Erzeugung eines rotatorischen Nystagmus durch Drehung in Horizontallage nicht nur eine Neigung des Körpers auftritt, sondern auch Vorbeizeigen der Beine nachweisbar ist. Da er bei einem Patienten, bei welchem diese Abweichung der Beine fehlte, nur Körperneigung, aber keine Fallreaktion nach der Drehung sah, so nimmt er an, daß zum Zustandekommen der Fallreaktion erstens Neigung des Körpers, zweitens Reaktion der Beine nach derselben Richtung erforderlich ist, die eine Beckenverschiebung in der gleichen Richtung bewirkt.

[1]) Grahe: Über Halsreflexe und Vestibularreaktion beim Menschen. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 3, S. 550. 1922.

[2]) Kragh: Sur la réaction vestibulaire du tronc humain, mésurée pendant la rotation. Acta oto-laryngol. Bd. 6, S. 178. 1924.

[3]) Bárány: Zur Zerlegung der Fallreaktion usw. Acta oto-laryngol. Bd. 4, S. 73. 1922.

Er verlegt das Zentrum der Fallreaktion in den Kleinhirnwurm — im Gegensatz zu den Reaktionsbewegungszentren der Extremitäten in den Kleinhirnhemisphären.

Rhese[1]) hat auf Grund klinischer Beobachtungen einen komplizierten Verlauf der Fallbahnen über das gegenüberliegende Kleinhirn angenommen. Da er aber aktive Drehungen angewandt hat und die dabei unvermeidlichen verschiedenen Kopfstellungen als Ursache der verschiedenen Fallrichtungen nicht kannte, so haben seine Hypothesen keine weitere Verbreitung gefunden.

Fischer und Wodak bringen die Fallreaktion mit den Drehempfindungen in Zusammenhang, welche nach dem Purkinjeschen Gesetze bei Drehung durch Veränderung der Kopflage in der ersten negativen Phase entstehen. Daß nicht Raddrehungen der Augen an sich zur Fallreaktion führen, die bei den Kopfstellungsänderungen auftreten, konnten sie dadurch nachweisen, daß bei Drehung in Horizontallage, in welcher Raddrehempfindungen ausgelöst werden, erst dann Fallreaktion auftrat, wenn der Kopf in der ersten negativen Phase aus einer bestimmten Lage so aufgerichtet wurde, daß an Stelle der ursprünglichen Raddrehung eine andere oder Horizontaldrehempfindung auftrat.

Über das Zentrum der Rumpfreaktionen wissen wir also ebenfalls noch nichts Sicheres. Auch hier ist zu bedenken, daß die Tierexperimente wahrscheinlich machen, daß die Bahn für das vestibulare Umfallen direkt über den Hirnstamm verläuft. Ob für die Fallreaktion die Drehempfindung, also ein höher zu lokalisierendes Zentrum, als auslösender Faktor in Betracht kommt, wie Fischer und Wodak annehmen, bedarf noch weiterer Klärung.

Analog der Fallreaktion tritt nach Drehung auch *Gangabweichung* auf. Für die Art derselben ist nach den Untersuchungen von Bondy (zitiert auf S. 948) die Kopfhaltung von Wichtigkeit. Dreht man mit vorgeneigtem Kopf und richtet den Kopf nach dem Anhalten auf, dann tritt eine gleichmäßige Gangabweichung in der Drehrichtung auf. Dreht man hingegen mit rückwärts gebeugtem Kopfe und richtet beim Anhalten den Kopf auf, dann tritt ein zickzackförmiger Gang auf.

Bondy erklärt diese Unterschiede aus der Art der Erregung der einzelnen Bogengänge. Er nimmt an, daß die Gangabweichung ebenso wie das Vorbeizeigen — als Reaktionen um eine vertikale Achse — durch Erregung der horizontalen Bogengänge zustande kommt, die Fallrichtung, wie schon erwähnt, durch eine solche der frontalen. Bei Drehung mit vorgeneigtem Kopfe tritt die Erregung beider Bogengangsarten in demselben Sinne ein, so daß Vorbeizeigen, Gangabweichung und Fall in der gleichen Richtung erfolgen. Bei Drehung mit rückgebeugtem Kopfe hingegen ist die Erregung beider Bogengangsarten entgegengesetzt. Es tritt deshalb nach dem Anhalten Vorbeizeigen und Gangabweichung in der Drehrichtung, Fall entgegengesetzt ein. Durch Einwirkung der Fallreaktion auf den Gang kommt der erwähnte Zickzackgang zustande.

Weill[2]) untersucht die Gangabweichung nach aktiver Drehung auf dem Absatz oder um einen Stock (Moure). Er gibt an, daß bei zwei langsamen Drehungen Gangabweichung nach der Gegenseite, nach schnellen zur gleichen Seite eintrete. Doch hat er bei seinen Untersuchungen die Kopfstellungen nicht beachtet, so daß die Versuche der Nachprüfung bedürfen.

Nach Kreidl und Gatscher[3]) verlaufen die Gangabweichungen unabhängig von der objektiven Empfindung und Augendeviation.

Auch unbeeinflußt zeigt der Normale Abweichungen vom geraden Gang, wie schon Borelli 1680 und von späteren Autoren besonders Gilles de la Tourette 1886 feststellte: Der Normale weicht nach links ab wegen der größeren

---

[1]) Rhese: Die Entstehung und klinische Bedeutung der vestibulären Fallbewegung. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 73, S. 94. 1916. — Rhese: Zur Frage der vestibulären Fallbewegung. Ebenda Bd. 74, S. 72. 1917.

[2]) Weill: Giration active. Giration passive. Ann. des maladies de l'oreille Bd. 42, S. 815. 1923.

[3]) Kreidl u. Gatscher: Zur Analyse der Erscheinungen nach Sistierung bei passiven Drehungen. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 57, S. 874. 1923.

Länge des rechten Beines. Doch fand v. Stein[1]), daß bei kurzen Entfernungen (10 m) der Gang des Normalen gerade ist, während beim Labyrinthkranken Abweichungen auftreten; bei 29 Gangvariationen (Gehen, Hüpfen, vorwärts, rückwärts, seitlich usw.) fand er nur beim Seitwärtsgehen auch beim Normalen wellenförmige Abweichungen, während alle anderen Variationen geraden Gang ergaben.

4. Weitere Reaktionen bei Drehung.

Udvarhelyi[2]) beschrieb bei der Drehung eine ungleiche Erweiterung beider Pupillen, die meist so lange anhält, wie der Nystagmus andauert.

Wodak[3]), der unabhängig die Reaktion ebenfalls beobachtete, analysierte sie gemeinsam mit Fischer[4]) mit Hilfe eines entoptischen Verfahrens: Sie sahen bei Beginn der Drehung den normalen Hippus der Pupille aufhören. Die Pupille wird starrer und verengert sich allmählich, um einige Sekunden nach dem Anhalten nach stärkster Verengerung einer Mydriasis Platz zu machen, die unter Schwankungen nach ca. 30 Sek. zu der ursprünglichen Weite der Pupille führt.

Bartels sah bei Säuglingen während seitlicher Drehung mit Kopf voraus häufig Stirnrunzeln auftreten. Mygind beobachtete dabei vereinzelt Aufwerfen der Oberlippe, Beobachtungen, die von Voss (zitiert auf S. 940) bestätigt wurden. Dieser sah außerdem bei horizontalem Nystagmus gelegentlich einen entsprechenden Facialisreflex mit Kontraktion derjenigen Wange, die der langsamen Nystagmusbewegung entsprach.

Bei stärkerer Drehreizung treten außer den beschriebenen Symptomen in wechselndem Grade Erblassen oder Erröten, Schweißausbruch, Herzklopfen, Pulsverlangsamung, Zittern, Beschleunigung und Vertiefung der Atmung, Übelkeit und Erbrechen ein, Symptome, die nach Kohnstamm durch Übergreifen der Erregung vom Vestibularis auf den Vagus zustande kommen. Es kann zu Benommenheit, ja Bewußtlosigkeit kommen — ein Umstand, der in früheren Jahrhunderten zur Verwendung des Drehstuhls als „Beruhigungsmittel" für unruhige Geisteskranke Veranlassung gab.

Diese Reaktionen treten im allgemeinen mehr auf bei Erzeugung von rotatorischem Nystagmus, d. h. bei Drehung in nicht geraden Kopfstellungen.

Während Udvarhelyi[2]) bei der Labyrinthreizung in einem Teil der Fälle Verringerung der Pulsfrequenz und Erhöhung des Blutdrucks feststellte, fand Wotzilka[5]) schon nach einmaliger Umdrehung deutliche Blutdrucksenkung, analog den Kaninchenexperimenten von Spiegel und Démétriades. Regelmäßige Aufzeichnung des Blutdrucks ergab individuelle Kurven, die bei den Versuchspersonen auch bei kalorischer Reizung wiederkehrten.

Untersuchungen Schwerdtfegers[6]) über das Verhalten der Pulskurve vor, während und nach der Drehung ergaben ebenfalls Veränderungen, die aber der Nachprüfung bedürfen.

[1]) v. Stein: Über Gleichgewichtsstörungen bei Ohrenleiden. Sammelref. Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 3, S. 407. 1905.

[2]) Udvarhelyi: Vestibulare Nervenverbindungen. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 67, S. 136. 1913.

[3]) Wodak: Über reflektorische Pupillenerweiterung bei rotatorischer Labyrinthreizung. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 55, S. 582. 1921.

[4]) Wodak u. Fischer: Studien über die vom Nervus octavus ausgelösten Pupillenreflexe. Passows Beitr. Bd. 19, S. 15. 1922.

[5]) Wotzilka: Klinische Untersuchungen über den Einfluß der Labyrinthreizung auf den Blutdruck. Dtsch. Hals-, Nasen- u. Ohrenärzte, Prag V. 1924. Ref. Zentralbl. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 5, S. 480. 1924 u. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 10 (Kongreßber.), S. 127. 1924.

[6]) Schwerdtfeger: Die Erkrankungen des Gehörorgans durch Zirkulationsstörung usw. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 109, S. 215. 1922.

B. Geradlinige Bewegung.

(Progressivbewegungen.)

Nach Purkinje (zitiert auf S. 914) empfindet man ähnliche Scheinbewegungen wie bei der Drehung auch bei geradliniger Bewegung des Körpers. Besonders nervöse Personen haben solche häufig beim Rückwärtsfahren, bisweilen auch beim Vorwärtsfahren.

Zum Versuche bediente sich Purkinje eines horizontalen, im Kreise drehbaren Karussells und des Ringelspieles. Wenn sich der Körper auf der Peripherie des Karussells in vertikaler Stellung befindet, dann bleibt nach einstündigem Drehen ein Bestreben in den Beinen, vorwärts zu gehen, wobei das Bein, das sich der Peripherie näher befand, beim Gehen seitwärts abweicht. Während des Drehens selbst hat man in diesem ein Gefühl von Schwere. Streckt man sich horizontal mit peripheriewärts gewandtem Gesicht auf dem Kreise aus, dann scheint es, als wenn der Kopf nach unten hinge: das Blut strömt nach dem Kopfe, man fühlt in demselben Pulsationen, es ist als würde er auseinandergetrieben. Die Brust ist beklommen, die Beine werden kalt und gefühllos. Ganz das Gegenteil beobachtet man, wenn der Kopf nach dem Zentrum gerichtet ist. Die Beine scheinen sich gegen eine Wand zu stemmen. Im Kopf hat man anfangs ein Gefühl der Leichtigkeit; bald wird das Gesicht bleich; es tritt Ohnmacht ein; die Beine sind wie mit Blei gefüllt. — Nach Schaukeln bleibt Schwere im Kopf zurück; auch ist das Rückwärts- und Vorwärtsgehen erschwert: die Beine werden von einer gewissen Kraft festgehalten; hingegen lassen sich Seitenbewegungen nach rechts und links mit großer Leichtigkeit ausführen.

Mach (zitiert auf S. 909) hat darauf hingewiesen, daß wir in der Eisenbahn das Anfahren und Anhalten des Zuges empfinden, bei gleichmäßiger Beschleunigung aber nicht die Bewegung wahrnehmen, sondern über die Richtung erst durch optische Eindrücke orientiert werden. Auch die Empfindung der Bewegungsbeschleunigung ist nur im Augenblick des Beginns und Anhaltens der Fahrt deutlich, beruht aber mehr auf sensiblen Eindrücken.

Mach untersuchte ferner die Empfindungen der Vertikalbewegung auf einer großen Wippe und auf einer Wage:

In der einen Wagschale saß der Beobachter und wurde durch ein auf die andere Schale gelegtes Gewicht in der Balance gehalten. Bei stärkeren Oszillationen empfand der Beobachter, wenn er sich dem höchsten Punkte näherte oder ihn erreicht hatte, ein Gefühl des Fallens oder Sinkens. Bei Annäherung an den niedrigsten Punkt oder wenn er denselben erreicht hatte, glaubte er zu steigen.

Denselben Versuch machte Mach auf der Galileischen schiefen Ebene, der Atwoodschen Fallmaschine und mit einer Winde. Auch hier fand er, daß bei geschlossenen Augen gleichmäßige Bewegungen nicht empfunden werden, wohl aber Beschleunigung.

Da die Kopfstellung von Einfluß auf das Eintreten der Erscheinungen war, so folgerte Mach, daß ein sehr wichtiger, wo nicht der wichtigste Beitrag der Bewegungsempfindungen im Kopfe ausgelöst sei.

Die Drehungsempfindungen sind weit ausgeprägter als die der progressiven Bewegungen.

Im allgemeinen wurde eine Vertikalbeschleunigung von 12 cm, also 0,012 der Schwerebeschleunigung, an der Grenze der Merklichkeit gefunden; einige empfanden deutlich dieselbe bei 0,01.

Delage (zitiert auf S. 910) fand hingegen auch bei positiven und negativen Beschleunigungen von Progressivbewegungen keine Empfindung.

Abgesehen von den Beobachtungen beim Eisenbahnfahren stellte er Versuche mit einem leichten Boote an, das mit einem Kautschukseil befestigt war. Dieses wurde mittels eines Taues gespannt und durch Durchschneiden dieses Haltetaues das Boot in großer Geschwindigkeit etwa 30 m weit fortbewegt. In dem Boote liegende Versuchspersonen hatten während des Dahingleitens des Bootes keine Empfindung der Bewegung, sie empfanden nur den Stoß des Loslassens.

Weitere Versuche stellte Delage mit einer Schaukel ohne Drehung an.

Diese bestand aus einem Kasten, in dem die Versuchsperson auf Kissen saß. Von den 4 Ecken des Kastens waren gleich lange Taue an der Decke befestigt. Die Aufhängepunkte entsprachen genau den 4 Befestigungspunkten am Kasten. Beim Schaukeln bleibt der Kasten dauernd der Decke parallel, so daß die eingeschlossene Versuchsperson stets vertikal eingestellt ist (Abb. 216).

Bei Schwingungen bis zu einem Winkel von 2° (von 1° 20′ bei großer Aufmerksamkeit) werden keine Bewegungen empfunden, darüber hinaus hingegen wird die vordere und hintere Grenze scharf angegeben. Da in einer gewöhnlichen Schaukel, bei der sich der Aufhängekasten konform, d. h. mit demselben Winkel zur Umgebung, mit dem Aufhängeseil bewegt (sich dreht), Bewegungen bis zu 30′ wahrgenommen werden, so ergibt sich für Drehbewegungen eine dreimal so große Empfindlichkeit wie für Progressivbewegungen.

Vertikales Schaukeln mittels eines an elastischen Seilen aufgehängten Stuhles ergab dieselben Resultate.

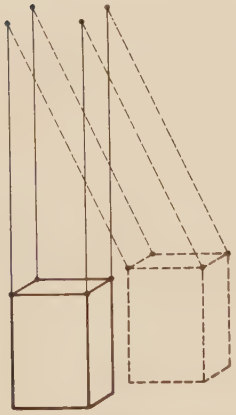


Abb. 216. Schaukel ohne Drehung von Delage.

Bei länger dauernder gleichförmiger Bewegung sah Delage ebenso wie Mach die Empfindung der Bewegung aufhören. Kopfbewegungen beeinflußten im Gegensatz zu solchen bei Bewegungen in der gewöhnlichen Schaukel die Empfindungen nicht, Augenbewegungen hingegen ließen die Bewegungsachse verschoben erscheinen in dem früher angeführten Sinne (vgl. S. 915).

Aus diesen Versuchen schließt Delage, daß das Labyrinth für diese Empfindungen nicht in erster Linie in Frage kommt, sondern Änderungen der Druckverhältnisse in den großen Gefäßen, Eingeweiden usw.

Während Delage nach Progressivbewegungen keine Nachbewegungen empfand, geben Bárány und Loewy[1]) an, solche Nachempfindungen beobachtet zu haben.

Wir sehen also, daß beim Menschen noch keine Klarheit über das Auftreten von Empfindungen bei Progressivbewegungen herrscht, geschweige daß feststeht, ob und welcher Anteil dabei den Labyrinthen zukommt.

Reflexe, wie sie Magnus und de Kleyn bei Tieren (Liftreaktion, Zehenspreizen, Muskelschwirren, Sprungbereitschaft) gefunden haben, kennen wir beim Menschen bisher nicht.

II. Lagereaktionen.

1. Lageempfindungen.

Sicherer sind unsere Kenntnisse über Lageempfindungen. Da bei ihrer Prüfung aus den gleichen Gründen wie bei der Beobachtung von Bewegungsreaktionen die Forderung gilt, die Lageveränderungen passiv zu bewirken, so sind verschiedene Apparate angegeben worden, welche passive Lageänderungen mehr oder weniger ausgiebig gestatten.

Delage (s. Aubert S. 910) hat ein „Zapfenbrett" konstruiert, ein um seine Querachse drehbares, längliches Brett, auf das die Versuchsperson gelagert wird. Die Drehung geschieht vermittels eines über eine Winde laufenden Strickes ohne Geräusch und Erschütterung. Der Kopf der Versuchsperson ruht auf einem durch ein Scharnier mit dem Hauptbrette verstellbar befestigten Kopfbrettchen. Ein rechtwinklig angesetztes, verschiebbares Fußbrett gestattet die richtige Lagerung verschieden großer Personen (Abb. 217).

[1]) Loewy: Die Beziehungen zwischen Psyche und Statik. Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie Bd. 65, S. 141. 1921.

Demselben Zwecke dient ein von Voss[1]) angegebener Hängetisch, der gestattet, den festgeschnallten Patienten um die Querachse um 360° zu drehen und auch eine gewisse seitliche Schieflagerung neben der Horizontaldrehung ermöglicht (Abb. 218).

Wir selbst haben einen Tisch konstruiert, bei dem die Versuchsperson auf einem in einem Lagerahmen festgespannten Segeltuch festgeschnallt wird. Der Lagerahmen ist in einem zweiten Rahmen um die Längsachse drehbar; der große Rahmen wiederum in einem Gestell um die Querachse. So ist es — wie bei der cardanischen Aufhängung — möglich, dem Lagerahmen jede beliebige Stellung im Raume zu geben. Der Rahmen ist in jeder Lage feststellbar, der Kopf durch eine besondere Vorrichtung ebenfalls in jeder Lage fixierbar [Grahe[2])] (Abb. 219).

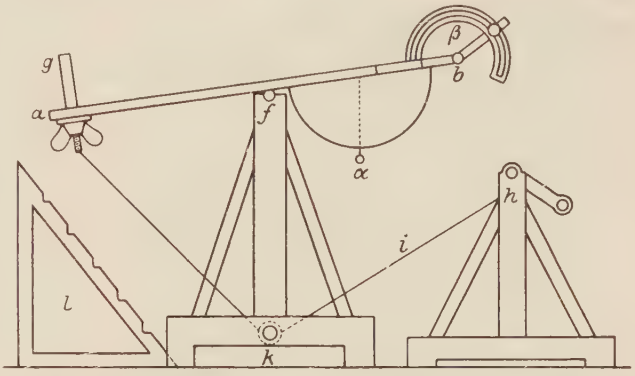


Abb. 217. Verstellbares Lagerungsbrett („Zapfenbrett") nach Delage.

Für gewöhnlich bestimmen wir die Lage unseres Kopfes und Körpers durch den Gesichtssinn. Aber auch nach Ausschaltung des Auges bekommen wir bestimmte Vorstellungen von der Lage unseres Körpers, die allerdings mit bestimmten Fehlern behaftet zu sein pflegen.

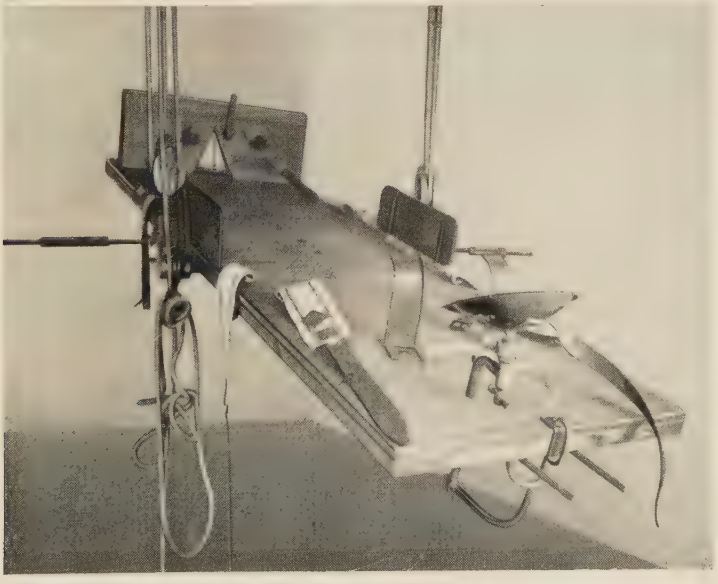


Abb. 218. Untersuchungstisch für Lagereflexe nach Voss.

Mach neigte die in einem Kasten sitzende Versuchsperson durch Rückwärtsneigen des Kastens und ließ mittels eines Stockes die Vertikalrichtung angeben.

[1]) Voss, O.: Ein Tisch zur Untersuchung von Labyrinthreflexen bei Erwachsenen. Zeitschrift f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 7, S. 478. 1924.

[2]) Grahe: Demonstration eines Vestibulartisches. Versamml. südwestdtsch. Hals-, Nasen- u. Ohrenärzte Frankfurt X. 1924. Folia oto-laryngol. 1925.

Er fand, daß beim Rückneigen anfangs die Angaben ziemlich richtig sind; je tiefer aber die Versuchsperson zu liegen kommt, desto stärker weicht sie von der Vertikalen ab.

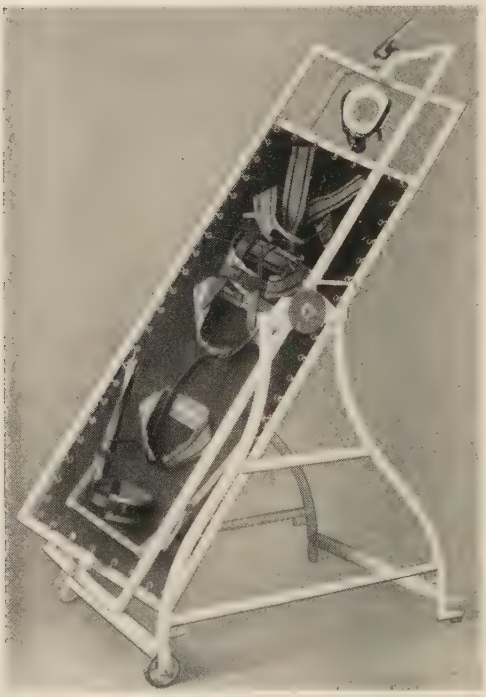


Abb. 219. „Vestibulartisch" nach Grahe.

Wir selbst haben bei Drehung in der Sagittalebene die Versuchsperson die Horizontale im Raume angeben lassen, fanden dabei aber verschiedenste Fehler, die keine Gesetzmäßigkeit erkennen ließen.

Da bei dieser Art der Prüfung außer den Vorstellungsänderungen auch Muskelreaktionen eintreten, so ist sie zur Entscheidung der gestellten Frage ungeeignet.

Delage fand, daß eine mit geschlossenen Augen auf dem „Zapfenbrette" ausgestreckte Person bei Drehung in der Sagittalebene die Rückwärtsneigung um 50—60° von der Vertikalen nach hinten richtig angibt, während sie bei geringeren Neigungen den Winkel gegen die Vertikale unterschätzt und bei Neigungen über 60° überschätzt. Die Empfindung, vertikal zu stehen, tritt ein bei einer Rückneigung um 5°. Besonders stark ist die Überschätzung bei Neigungen über 90°, wie die nachstehende Tabelle zeigt:

Tabelle (nach Delage).

Wirklicher Winkel		Scheinbarer Winkel	
0°	(vertikal)	4—5°	(Neigung nach hinten)
5°	(Neigung nach hinten)	0°	(vertikal)
45°	„ „ „	40°	(Neigung nach hinten)
50°	„ „ „	45°	„ „ „
60°	„ „ „	60°	„ „ „
75—78°	„ „ „	90°	(horizontal)
90°	(horizontal)	90 + 10 = 100°	(Kopf abwärts)
90 + 15 = 105°	(Kopf abwärts)	90 + 45 = 135°	„ „
90 + 30 = 120°	„ „	90 + 90 = 180°	„ „

Aubert (zitiert auf S. 910) hat diese Angaben von Delage im allgemeinen bestätigt, findet aber, daß die Neigung geringer geschätzt wird, wenn erheblich stärkere Neigungen des Körpers vorausgingen. Ähnliche, wenn auch nicht so bestimmte Befunde erhielt Nagel[1]). Alexander und Bárány[2]) fanden die Fehler der Lageschätzung bei Normalen und labyrinthunerregbaren Taubstummen gleich groß.

[1]) Nagel, W.: Die Lage-, Bewegungs- und Widerstandsempfindungen, in Nagels Handb. d. Physiol. Bd. III, S. 771. 1905.

[2]) Alexander u. Bárány: Psychophysiologische Untersuchungen über die Bedeutung des Statolithenapparates. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 37, S. 321. 1904.

Eigene Untersuchungen auf unserem Lagetisch [GRAHE[1])] haben teilweise ähnliche Resultate ergeben, wie sie DELAGE mitteilt. Wir fanden Personen, die ihre Lage richtig bei Rückwärtsneigung des Körpers um ca. 60° angaben; bei geringeren Neigungen war Unterschätzung, bei größeren Überschätzung des Winkels, den die wahre Lage mit der Vertikalen bildete, vorhanden.

(In den nachfolgenden Tabellen sind die Winkel von der Vertikalen ab gerechnet. Alle Stellungen, bei denen die Vorderseite des Körpers tiefer steht als der Rücken, sind mit + bezeichnet, alle Lagen, in denen der Rücken tiefer steht, mit —.)

Wirklicher Winkel	Geschätzter Winkel	Wirklicher Winkel	Geschätzter Winkel
— 30°	— 20°	— 10°	± 0°
— 27°	— 25°	± 0°	+ 10°
— 45°	— 45°	+ 10°	+ 30°
— 55°	— 55°	+ 20°	+ 35°
— 60°	— 60°	+ 30°	+ 45°
— 65°	— 70°	+ 40°	+ 50°
— 70°	— 80°	+ 50°	+ 55°
— 75°	— 85°	+ 60°	+ 65°
— 80°	— 90°	+ 70°	+ 90°
— 85°	— 105°		
— 90°	— 115°		
— 95°	— 120°		

Andererseits war aber die Richtigschätzung bei — 60° durchaus nicht die Regel, sondern sehr häufig fanden wir das von AUBERT nach Vorhergehen stärkerer Neigungen gefundene Gesetz der Kontrastwirkung bestätigt. Beim Vorausgehen stärkerer Neigungen wird die scheinbare Neigung geringer geschätzt. Wir fanden aber auch umgekehrt eine Überschätzung beim Vorausgehen geringerer Neigungen. Die Versuchsperson meint stets schon weiter gedreht zu sein, als es in Wirklichkeit der Fall ist: schon vor der wirklichen Horizontalstellung glaubt

a) Bewegung von der Vertikalstellung aus nach vorn.

Wirklicher Winkel	Geschätzter Winkel
+ 29°	+ 40—50°
+ 35	+ 50°
+ 45°	+ 60°
+ 55°	+ 75°
+ 66°	+ 90°
+ 75°	+ 110°
+ 90°	+ 125°
+ 100°	+ 140°
+ 110°	+ 165°
+ 120°	+ 180°

b) Bewegung von der Vertikalstellung aus nach hinten.

Wirklicher Winkel	Geschätzter Winkel
+ 3°	± 0°
— 10°	— 15°
— 18°	— 30°
— 25°	— 45°
— 35°	— 50°
— 45°	— 75°
— 50°	— 80°
— 60°	— 80°
— 67°	— 90°
— 80°	— 105°
— 90°	— 130°
— 100°	— 145°
— 115°	— 170°
— 126°	— 180°

sie, sowohl von oben wie von unten kommend, horizontal zu stehen. Besonders stark ist die Täuschung (jedoch nicht regelmäßig) für die Vertikalempfindung

[1]) GRAHE: Über Lageempfindungen und -reflexe beim Menschen. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 12 (Kongreßber.), S. 640. 1925.

bei unten befindlichem Kopfe, wie schon Delage angibt, wo wir Fehler von 60° und darüber beobachteten. Am geringsten sind die Fehler bei der Vertikalstellung mit Kopf nach oben. Jedoch glaubt man auch hier, einerlei ob man von vorn oder von hinten die Vertikalstellung erreicht, schon einige Grad vor der wirklichen Vertikalstellung ganz gerade zu stehen.

Gehen keine stärkeren Neigungen voraus, dann tritt nach Delage das Gefühl, gerade zu stehen, bei einer Rückneigung von 5° auf.

Wir können diese Angabe bestätigen, fanden allerdings im allgemeinen höhere Werte: Bei 15 normalen Personen trat das Gefühl, sich nach vorn zu neigen, bei −7° auf (Minimum ±0, Maximum −15°); sich nach hinten zu neigen bei −10,4° (Minimum −5°, Maximum −17°).

Nach den Untersuchungen von Delage vergrößert Beugung des Kopfes nach vorn die Fehler, die bei Beurteilung der Neigung von 0—60° begangen werden, verkleinert sie jenseits 60°. Rückwärtsbeugung des Kopfes wirkt entgegengesetzt.

Bei Drehung um eine sagittale Querachse, also in der Frontalebene, geben Delage und Aubert an, ähnliche Täuschungen wie bei der Drehung in der Sagittalebene gesehen zu haben.

Sachs und Meller[1]) fanden bei Neigungen bis 60°, indem sie die Vertikale durch einen Stab angeben ließen, eine Unterschätzung der Seitenneigung.

Doch entspricht diese Art der Neigungsbestimmung nicht den wirklichen Empfindungen, da bei Seitenneigung Änderungen der Muskelinnervation eintreten, welche die tatsächliche Einstellung eines Stabes fälschen (s. später).

Sachs und Meller fanden auch, daß die Einstellung der Vertikalen optisch und haptisch nicht immer in gleichem Sinne erfolgt: Bei aufrechter Körper- und Kopfneigung um 30° nach der Seite erfolgt optisch und haptisch Einstellung der Vertikalen nach der Gegenseite geneigt, bei Neigung des Körpers um 30° nach der Seite und geradegestelltem Kopfe erfolgt die Einstellung optisch und haptisch zur gleichen Seite, bei Neigung des Kopfes und Körpers — also Normalstellung des Kopfes zum Körper — erfolgt haptisch die Vertikaleinstellung mit Neigung zur gleichen, optisch hingegen mit Neigung zur Gegenseite.

Nach unseren Untersuchungen können wir diese Angaben als Regel nicht bestätigen. Zwar sahen auch wir Fälle, in denen die Winkelneigung von ca. 60° unterhalb der Vertikalen richtig empfunden wurde; aber abgesehen davon, daß diese Empfindung nicht in gleicher Weise bei Rechts- und Linksneigung vorhanden war, fanden wir meistens, je nachdem stärkere oder schwächere Neigungen vorausgegangen waren, eine Über- bzw. Unterschätzung der wahren Neigung. Es trat also auch bei Drehung in der Frontalebene stets eher das Gefühl auf, einen bestimmten Winkel erreicht zu haben, als das in Wirklichkeit der Fall war.

Bei all diesen Lageempfindungen spielen sensible Einflüsse (Druck auf die Unterlage, Blutandrang zu den verschiedenen Körperteilen) eine große Rolle.

Ganz allgemein führt Delage hierauf die Lagetäuschungen zurück. Er hält sie bedingt durch Muskel- und Hautempfindungen infolge des auf die unterstützenden Oberflächen ausgeübten Druckes und durch das Bestreben der mit einer gewissen Beweglichkeit aufgehängten Eingeweide und der Flüssigkeiten des Organismus (derjenigen des Labyrinthes mit einbegriffen), sich nach den tieferen Teilen zu begeben. Auch Untersuchungen von Alexander und Bárány[2]) unterstützen diese Ansicht. Diese fanden bei Normalen und labyrinth-

[1]) Sachs u. Meller: Untersuchungen über die optische und haptische Lokalisation bei Neigung um eine sagittale Achse. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 31, S. 127. 1903.

[2]) Alexander u. Bárány: Psychophysiologische Untersuchungen über die Bedeutung des Statolithenapparates. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 37, S. 321. 1904.

losen Taubstummen prozentual die gleiche Anzahl Fehler bei Lageschätzungen. In dem gleichen Sinne sprechen die schon erwähnten Befunde von Sachs und Meller bei reinen Körperneigungen (der Kopf war durch ein Beißbrettchen gerade fixiert und die Bewegungen wurden in den Halsgelenken ausgeführt): Bei Stellungsänderungen des Körpers um die sagittale Achse wurden die Neigungen überschätzt, z. B. bei 40° um 10°, bei 60 um 15°.

Daß in Analogie zu den labyrinthären Lagereaktionen der Tiere (Magnus und de Kleyn) auch beim normalen Menschen ein Teil der Lageempfindungen im Labyrinth zustande kommt, dafür fehlen bisher eindeutige Beweise.

Man hat allerdings außer den Druckempfindungen des Gesamtkörpers deutlich eine Lagevorstellung im Kopf, eine Beobachtung Nagels, die wir durchaus bestätigen können. Auch ist die Lageempfindung außerordentlich unsicher, wenn sich der Kopf unterhalb der Horizontalen befindet. Ferner fand James[1]), daß von 25 Taubstummen 15 unter Wasser jede Orientierung verloren, die sofort wieder auftrat, wenn der Kopf über Wasser gehalten wurde. Der Normale hingegen hat eine deutliche Vorstellung von unten und oben, wenn er sich ganz unter Wasser befindet (Nagel). K. Beck[2]) bestreitet aber die Angaben von James und Stigler[3]) kam zu keinen eindeutigen Resultaten.

Auch die Untersuchungen über Änderungen der Lageempfindungen bei Kopfstellungsänderungen lassen bisher keinen Schluß zu, inwieweit die Otolithen beim Menschen Lageempfindungen vermitteln, weil wir nicht wissen, inwieweit die Empfindungsänderungen durch Änderungen der Augenstellung bedingt sind.

Eingehend untersucht sind die Täuschungen über die Lage der optischen Vertikalen bei Neigungen des Kopfes um die sagittale Achse.

Als erster hat Aubert[4]) beschrieben, daß eine vertikale Leuchtlinie im sonst dunklen Raume sich bei Neigung des Kopfes nach der entgegengesetzten Seite neigt bis zu einem Maximum, das Aubert bei 135° Seitenneigung angibt; dann nimmt die Neigung wieder ab. Weitere Untersuchungen (Helmholtz, Nagel, Mulder usw. [vgl. Müller[5])]) haben gezeigt, daß manche Versuchspersonen die Leuchtlinie entgegengesetzt verschoben sehen, was Müller als A-Phänomen bezeichnet, andere hingegen nach der gleichen Seite (E-Phänomen), wieder andere haben bei geringer Kopfneigung das E-, bei starker das A-Phänomen (Müller). Doch zeigt das Phänomen große individuelle Verschiedenheiten (Nagel, Feilchenfeld, Alexander und Bárány, Müller).

Eine eindeutige Erklärung vermögen wir für das Aubertsche Phänomen bisher nicht zu geben.

Von der Gegenrollung der Augen (s. später), wie Nagel und Wichodzew und auch teilweise Bourdon annehmen, kann dieses jedenfalls nicht abhängig sein, da, abgesehen von einer großen Differenz zwischen der scheinbaren Abweichung der Leuchtlinie und der Gegenrollung der Augen, auch die Verschiedenheit des A- und E-Phänomens durch sie nicht erklärt werden kann.

Auch ohne Labyrintherregungen kommt das Phänomen zustande: Sachs und Meller fanden bei seitlicher Verlagerung des Körpers, während der Kopf durch ein Beißbrettchen fixiert war, auch eine Veränderung der optischen Vertikalen eintreten. Auch Taubstumme mit unerregbaren Labyrinthen boten das A-Phänomen (Feilchenfeld, Alexander und Bárány).

Die Annahme von Sachs und Meller, daß eine statisch bedingte Umwertung der räumlichen Netzhautwerte eintrete, ist deshalb in dieser Form nicht haltbar (Feilchenfeld u. a.). Müller nimmt deshalb eine verschiedene Einstellung an, und erklärt das A- und E-Phänomen aus dem verschiedenen Überwiegen von Blick- und Standpunktraumwerten.

---

[1]) James: Zitiert nach Nagel (zitiert auf S. 915).

[2]) Beck, K.: Untersuchungen über den statischen Apparat von Gesunden und Taubstummen. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 46, S. 362. 1912.

[3]) Stigler: Versuche über die Beteiligung der Schwereempfindung und der Orientierung des Menschen im Raume. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 148, S. 573. 1912.

[4]) Aubert: Eine scheinbare bedeutende Drehung von Objekten bei Neigung des Kopfes nach rechts oder links. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. u. f. klin. Med. Bd. 20. 1851.

[5]) Müller, G. E.: Über das Aubertsche Phänomen. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 49, S. 109. 1916.

Während wir also unter normalen Verhältnissen nicht nachweisen können, daß die Otolithen zu den Lageempfindungen beitragen, weisen vereinzelte Beobachtungen an Kranken [vgl. die Zusammenstellungen von de Kleyn und Versteegh[1]) und von Borries[2])] darauf hin, daß diese Tätigkeit der Otolithen beim Normalen nur deshalb nicht nachweisbar ist, weil sie durch die Funktion der anderen auch Lageempfindungen vermittelnden Organe verdeckt ist.

2. Lagereaktionen auf die Augen.

Raddrehungen.

Am längsten bekannt sind die bei Neigung des Kopfes auf die Schulter auftretenden Drehungen der Augen um die sagittale Achse, die Raddrehungen [vgl. Ohm[3])].

John Hunter beschrieb 1786 als erster Bewegungen der Augäpfel bei Neigung des Kopfes auf die Schulter. Er glaubte, daß dadurch die Kopfneigung völlig kompensiert werde und daß beim Beibehalten der Lage die Augen wieder in die normale Stellung zum Kopfe zurückkehrten. In späteren Jahren bestritten einige Autoren das Auftreten von solchen Augendrehungen (Müller 1826, Ritterich 1843, Donders 1846), während andere deren Vorkommen bestätigten (Hueck 1838, Burow 1842, Graefe 1854, Javal 1868, Skrebitzky 1871, Woinow 1871). A. Nagel maß 1871 die Drehungen mit Hilfe des Hornhautastigmatismus und fand, daß etwa ein Sechstel der Kopfneigung durch Raddrehung kompensiert wird. Mulder und W. Nagel[4]) bestätigten diesen Befund nicht. So fand z. B. W. Nagel:

Kopfdrehung	10°	20°	30°	40°	50°	60°	70°	80°	90°	100°
Raddrehungswinkel	1,3°	3,8°	5,2°	5,4°	6,3°	6,7°	6,8°	8,0°	8,1°	8,6°
Kompensiert wurden somit von der Kopfdrehung	$^1/_{7,7}$	$^1/_{5,2}$	$^1/_{5,8}$	$^1/_{7,4}$	$^1/_{7,9}$	$^1/_9$	$^1/_{10,3}$	$^1/_{10}$	$^1/_{11,1}$	$^1/_{11,8}$

Delage dehnte diese Untersuchungen auf alle Quadranten aus und fand, daß der Winkel der kompensatorischen Raddrehungen verschieden ist, je nach der Ausgangsstelle. Nach den Untersuchungen von Angier rollen dabei im Gegensatz zu Angaben Delages beide Augen gleich stark.

Aber erst Breuer erkannte 1874 die Raddrehung als Teilerscheinung einer kompensierenden labyrinthären Augenbewegung und unterschied scharf die kompensatorischen Augenstellungen, welche während der Dauer der Kopfneigung bestehen bleiben, von den Drehreaktionen, welche vorübergehen. Er sowie A. Nagel zeigten ferner, daß die Raddrehungen auch dann eintreten, wenn bei der Seitenneigung des Kopfes die Stellung des Kopfes zum Körper nicht geändert wird.

Klinische Untersuchungen stellte Bárány[5]) mit einem von ihm konstruierten „Gegenrollapparat" an:

Die Versuchsperson wird durch ein Beißbrettchen und Stirnband an einem Apparat befestigt, der nach der Seite verschieden geneigt werden kann. Eine kleine elektrische Lampe

[1]) de Kleyn u. Versteegh: Schwindelanfälle und Nystagmus bei einer bestimmten Lage des Kopfes. Acta oto-laryngol. Bd. 6, S. 99. 1924.

[2]) Borries: Durch Kopfstellungen und Kopfbewegungen ausgelöster Nystagmus. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 57, S. 644. 1923.

[3]) Ohm: Zur Geschichte des vestibulären Augenzitterns im 19. Jahrhundert. Monatsschrift f. Ohrenheilk. Bd. 58, H. 3, 4, 5. 1924.

[4]) Nagel, W.: Die Lage-, Bewegungs- und Widerstandsempfindungen, in Nagels Handb. d. Physiol. Bd. III, S. 771. 1905.

[5]) Bárány: Apparat zur Messung der Rollbewegungen der Auges. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 45, S. 59. 1911. — Bárány: Untersuchungen über die vom Ohrlabyrinth ausgelöste Gegenrollung der Augen bei Normalhörenden. Ohrenkranken und Taubstummen. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 68. 1906.

beleuchtet hell ein Auge. Mit Hilfe eines Fernrohres mit Fadenkreuz wird an diesem Auge ein Irismeridian eingestellt. Nach Seitenneigung des ganzen Apparates mit ganzem Kopf wird der vorher eingestellte Irismeridian erneut eingestellt und der Unterschied gegenüber der früheren Einstellung in Winkelgraden abgelesen.

Bárány fand bei Normalen, daß einer Kopfneigung auf die Schulter um 60° Gegenrollungen von 4—16° entsprechen.

Abranowitsch[1]) stellte bei Normalen bei einer Kopfneigung um 45° eine Rollung im Maximum von 25—35°, im Minimum von 0—5°, durchschnittlich also 7,5—10° fest.

Eine andere Methode zur klinischen Bestimmung der Gegenrollung stammt von Struyken[2]).

Aus einem an der Stirn befestigten Kästchen wird das Lichtbild eines Zeigers auf die Hornhaut geworfen, das auf einen leicht erkennbaren Teil der Iriszeichnung eingestellt werden kann. Die durch Kopfneigung entstehende Rollung des Auges kann man messen, indem man in dieser Stellung den Zeiger erneut auf den früheren Punkt einstellt.

Neuerdings demonstrierte Struyken[3]) einen Prismenapparat, der sehr bequem Ablesung der Raddrehungen der Augen gestattet.

Durch ihn beobachtet man die nasalen und temporalen Blutgefäße der Conjunctiva eines Auges. Bei Raddrehung erscheinen diese gegeneinander verschoben. Man kann den Grad der Verschiebung direkt ablesen. Außerdem gestattet der Apparat gleichzeitig die Ablesung der Kopfneigung.

Eine andere Methode stammt von de Kleyn[4]):

Er legt auf die cocainisierte Cornea ein gekochtes Eihäutchen, auf dem ein Kreuz eingebrannt ist. Die Bewegungen dieses Kreuzes bei Kopfneigungen werden verglichen mit einem auf einem Brillengestell angebrachten Kreuze.

Kompanejetz[5]) fand Gegenrollung bei stärkeren Neigungen auch bei Patienten mit Augenmuskellähmungen und schließt daraus auf einen mechanischen Faktor bei der Rollung. Doch scheinen uns Patienten mit Augenmuskellähmungen zur Entscheidung dieser Frage nicht geeignet, da Ausschaltung der willkürlichen Augenbewegungen mit einer reflektorischen nicht parallel zu gehen braucht. [Burger, Rochat, de Kleyn und Tumbelaka, Scharfstein[6])]. Auch stehen diese Beobachtungen in Gegensatz zu solchen von v. d. Hoeve[7]), der bei taubstummen labyrinthunerregbaren Mädchen keine Raddrehungen der Augen feststellen konnte. Und Kompanejetz[8]) selbst hat bei systematischen Taubstummenuntersuchungen verschiedenste Kranke gefunden, die keine Raddrehungen der Augen aufwiesen. Er stellte dabei fest, daß die Raddrehungen gar nicht mit den übrigen Vestibularreaktionen übereinzustimmen brauchen.

[1]) Abranowitsch: Über die Störungen der Gegenrollung der Augen bei Erkrankungen des Ohres. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 96, S. 138. 1915.

[2]) Struyken: Die Raddrehung des Auges bei Schwindel. Niederl. Ver. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. XI. 1923. Zentralbl. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 5, S. 105. 1924.

[3]) Struyken: Die Raddrehung des Auges. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 12 (Kongreßber.), S. 627. 1925.

[4]) de Kleyn: Experim. physiol. of the labyrinth. Journ. of laryngol. a. otol. 1923, S. 646. — de Kleijn: Method of determining the compens. positions of the human eye. Acta oto-laryngol. Bd. 6, S. 170. 1924.

[5]) Kompanejetz: Die Beteiligung des mechanischen Faktors bei der Gegenrollung der Augen. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 112, S. 1. 1924.

[6]) Scharfstein: Experimenteller labyrinthärer und optischer Nystagmus in Fällen von Augenmuskellähmung. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 59, S. 396. 1925.

[7]) van der Hoeve: Relations between the eye and ear. Ann. of otol., rhinol. a. laryngol. Bd. 32, S. 571. 1923.

[8]) Kompanejetz: Untersuchungen über Hörvermögen und Vestibularfunktion usw. Folia-oto-laryngol. I. Tl. Orig.: Zeitschr. f. Laryngol., Rhinol. u. ihre Grenzgeb. Bd. 13, S. 444. 1925.

Er nimmt deshalb auch an, daß der mechanische Faktor bei der Raddrehung wechselnd sei. Bei fast allen Untersuchungen wurden auch Stellungsänderungen des Kopfes gegen den Körper — Halsreflexe — nicht vermieden, die nach den Beobachtungen von Voss (zitiert auf S. 940) auch beim Menschen Raddrehungen der Augen hervorrufen.

Beim normalen Menschen vermögen wir also den labyrinthären Anteil der Gegenrollung bei Lageänderungen des Kopfes noch nicht exakt zu bestimmen; doch geht aus Erfahrungen an labyrinthkranken Fällen hervor, daß das Labyrinth beim Zustandekommen der Gegenrollung mitbeteiligt ist. Und mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit können wir aus den Untersuchungen über Änderung der Vertikalempfindung und Auftreten von Raddrehungen der Augen während exzentrischer Drehung, also nur bei Einwirkung der Zentrifugalkraft (s. S. 923), schließen, daß im Labyrinth die Erregung der Gegenrollung im wesentlichen von den Otolithen ausgeht.

Vertikalabweichungen.

Breuer beobachtete bei Blinden auf Heben und Senken des Kopfes kompensatorische Vertikalabweichungen der Augen, die aber hinter der wahren Kopfbeugung zurückblieben. W. Nagel (zitiert auf S. 915) sah die Abweichung bei Prüfung im dunkeln Zimmer, wenn er die Cornea momentan kurz beleuchtete, ebenso beobachtete er sie an kleinen Kindern. Bei geschlossenen Augenlidern kann man solche palpatorisch gut feststellen, ebenso mit Hilfe von Nachbildern, wo auch wir sie deutlich beobachtet haben.

Wie weit diese mit dem Labyrinthe zusammenhängen, darüber liegen beim Menschen keine Beobachtungen vor.

Bei Drehung des Kopfes um die Vertikalachse und Beugung in der Sagittalebene um eine Frontalachse fand Gertz[1]), daß mit geringer Spontanbewegung des Kopfes eine entsprechende Verschiebung der Augen einhergeht, die ohne Latenzzeit einsetzt, demnach nicht rein labyrinthär bedingt sein kann. Er fand vielmehr wirksam die Intention der betreffenden Sehakte auch bei Ausschluß des visuellen Momentes.

3. Lagereaktionen auf den Kopf.

Landau[2]) beschreibt einen tonischen Lagereflex beim älteren Säugling: dreht man ein Kind in Bauchlage, so hebt es den Kopf. Diese Kopfhebung bleibt 1—2 Minuten lang bestehen, wenn man das Kind selbst nur an den obersten Thoraxpartien unterstützt aufhebt. Zugleich mit der Kopfhebung tritt ein Opisthotonus des Rückens ein mit Hebung des Beckens. Sinkt der Kopf herab oder wird er herabgedrückt, dann tritt Erschlaffung der Rückenmuskulatur ein. Landau faßt das Kopfheben als Labyrinthstellreflex auf den Kopf im Magnusschen Sinne auf.

4. Lagereaktionen auf die Arme.

Wir selbst haben auf unserem Lagetische Versuche über die Stellung der Arme bei verschiedenen Lagen des Körpers gemacht: [Grahe[3])].

Die Versuchsperson wurde aufgefordert, die Arme rechtwinklig zum Körper nach vorn gerade auszustrecken.

[1]) Gertz: Kompensatorische Gegenwendung der Augen bei spontan bewegtem Kopfe. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 47, S. 420. 1913 u. Bd. 48, S. 1. 1914.

[2]) Landau: Über einen tonischen Lagereflex beim älteren Säugling. Klin. Wochenschr. Jg. 2, S. 1253. 1923.

[3]) Grahe: Über Lageempfindungen und -reflexe beim Menschen. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 12 (Kongreßber.), S. 640. 1925.

Wurde der Tisch langsam nach vorn oder rückwärts bewegt (Drehung um die Querachse des Körpers), so wurden die Arme verschiedentlich zu hoch oder zu tief gehalten. Eine Gesetzmäßigkeit ließ sich aber nicht erkennen.

Bei Säuglingen sieht man oft beim Rückbeugen des ganzen Kindes Auseinanderfahren der Arme mit Fingerspreizen. Wenngleich diese Reflexe auch bei langsamer Bewegung auftreten, so handelt es sich dabei wahrscheinlich nicht um labyrinthäre Lagereflexe, wie ursprünglich MAGNUS und DE KLEYN annahmen, sondern um Bewegungsreflexe, den Moroschen Reflex (FREUDENBERG) (vgl. Voss, zitiert auf S. 940).

Wurde hingegen in der Frontalebene gedreht, d. h. der Körper seitlich geneigt, so daß die eine Schulter tiefer stand als die andere, dann trat beim Tieferstehen der linken Schulter stets der rechte Arm höher in bezug auf den Körper, bei Neigung nach rechts umgekehrt der linke Arm. Diese asymmetrische Stellung hält an, solange die Tiefstellung des Körpers andauert; sie tritt in gleicher Weise ein bei Stellung des Kopfes oberhalb wie unterhalb der Horizontalen. Daraus folgt, daß die Reaktion nicht auf verschiedenem Blutandrang zum Kopfe beruht. Da sie in gleicher Weise vorhanden bleibt, wenn man während der Schiefstellung des Körpers den Kopf gerade im Raum stellt, so kann sie auch nicht von der Lageänderung des Kopfes im Raume abhängig sein, also eine Otolithenreaktion vorstellen, sondern dürfte auf der unsymmetrisch sensiblen Reizung des Körpers (Druck auf die Unterlage) beruhen (Abb. 220).

Abb. 220. Lagereaktion auf die Arme bei Schrägstellung des Körpers.

Aus diesem Grunde sind Angaben der Lageempfindungen durch Halten eines Stabes, wie es SACHS und MELLER getan haben, nur sehr bedingt verwertbar.

Wenn aber auch beim Normalen sich labyrinthäre Lagereflexe auf die Extremitäten nicht nachweisen lassen, so haben vereinzelte Beobachtungen an Kranken, bei denen die Großhirntätigkeit mehr oder weniger ausgeschaltet war, auch am Menschen das Auftreten von tonischen labyrinthären Lagereflexen gezeigt [vgl. MAGNUS[1])]. Analog den Tierversuchen von MAGNUS und DE KLEYN waren in diesen Fällen bei Rückbeugung des ganzen Körpers einschließlich des Kopfes um 45° maximaler Strecktonus der Extremitäten vorhanden, bei Änderung der Stellung um 180° waren die Extremitäten schlaff. Ebenso wurden solche Einflüsse auf die Halsmuskeln beobachtet [BROUWER[2])]. Daraus geht hervor, daß auch beim Menschen von den Labyrinthen tonische Reflexe Lagereflexe ausgelöst werden, daß diese aber im normalen Zustande verdeckt sind.

---

[1]) MAGNUS: Körperstellung, S. 134. Berlin: Julius Springer 1924.

[2]) BROUWER: Über Meningoencephalitis und die Magnus-de Kleynschen Reflexe. Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie Bd. 36, S. 161. 1917.

Quix[1]) nimmt an, daß gewisse Stellungen des Körpers: bei Kopfbeugung nach vorn eine Tendenz, Rumpf, Hals und Extremitäten zu beugen, bei Rückwärtsbeugung des Kopfes eine Tendenz, Rumpf und Glieder zu strecken, bei Seitenneigung des Kopfes die Tendenz zur Beugung der Extremitäten auf der gleichen, zur Streckung auf der ungleichnamigen Seite Lagereflexe darstellen, die auf Erregung resp. Fehlen einer Erregung der Otolithen zurückzuführen sind.

Er hat für die Otolithen beim Menschen mathematisch die Druckkurven berechnet und folgert, daß sie bei Druck auf die Macula maximal erregt sind, hingegen hängend außer Funktion sind („blinder Fleck").

Doch fehlt seiner Hypothese der Beweis. Sowohl mit Tierexperimenten ist seine Anschauung nicht vereinbar [de Kleyn und Magnus[2])], als auch beim Menschen stimmen seine Ansichten nicht mit bekannten Beobachtungen überein: so nimmt er z. B. an, daß bei Kopfneigung zur Seite der Normale kein Vorbeizeigen aufweise, während Reinhold-Fischer zeigen konnten, daß dabei Vorbeizeigen zur gleichen Seite auftritt. Daher scheinen auch seine hiervon abgeleiteten Folgerungen — Vorbeizeigen bei Seitenneigung des Kopfes sei ein Symptom einer Otolithenstörung — nicht haltbar.

5. Standsicherheit des Körpers.

v. Stein[3]) hat die Standsicherheit des Körpers als Labyrinthfunktion zu prüfen versucht dadurch, daß er die Versuchsperson auf einem Brette stehen läßt, welches verschieden meßbar gegen die Horizontale geneigt werden kann (Goniometer). Die Vertikalstellung der Versuchsperson wird kontrolliert durch zwei Pendel, die von einer an den Schultern befestigten Stange herabhängen. Er gibt für Vorwärtsneigung Fall bei einem Winkel von 35—40°, für Rückneigung 26—30°, für Rechts- bzw. Linksneigung 35—40° an. Nachuntersuchungen stammen von Krotoschiner[4]) und Mackenzie[5]). Doch kommen auch unter normalen Verhältnissen so große Abweichungen von den Mittelwerten vor (Kümmel[6]), daß eine exakte Labyrinthprüfung dadurch nicht möglich ist. Es kommt bei diesen Proben sehr viel auf die turnerische Geschicklichkeit des Untersuchten an, die nur zum geringsten Teile von der Funktion der Labyrinthe abhängig ist (Wittmaack).

Inäquate Reize.

Außer den adäquaten Bewegungs- und Lagereizen können wir analog den Tierexperimenten auch beim normalen Menschen durch thermische und galvanische Reize Labyrinthreaktionen hervorrufen.

I. Kalorische Reizung.

Als wichtigste inäquate Reizart kommt die kalorische Reizung in Betracht. Diese hat für die Theorie und Klinik des Vestibularapparates eine besondere Bedeutung gewonnen, weil sie uns ermöglicht, ein Labyrinth allein zu erregen.

[1]) Quix: La fonction des otolithes. Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 8, S. 1. 1921 u. Bd. 8, S. 425. 1923. — Quix: L'examen clinique de la fonction des otolithes. Ann. des maladies de l'oreille etc. Bd. 42, S. 3. 1923. — Quix: Die Otolithenfunktion in der Otologie. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 8, S. 516. 1924.

[2]) de Kleyn u. Magnus: Über die Funktion der Otolithen. 3. Mitt.: Kritische Bemerkungen zu der Otolithentheorie des Herrn F. H. Quix. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 194, S. 407. 1922.

[3]) v. Stein: Über Gleichgewichtsstörungen bei Ohrenleiden. Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 3, S. 407. 1905.

[4]) Krotoschiner: Über den Nachweis von Gleichgewichtsstörungen bei einseitigen Labyrintherkrankungen. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 51, S. 395.

[5]) Mackenzie: Klinische Untersuchungen über die labyrinthären Gleichgewichtsstörungen mit besonderer Berücksichtigung der allgemeinen Prüfungsmethoden und des Goniometers. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 78, S. 167.

[6]) Kümmel: Über infektiöse Labyrintherkrankungen. Zeitschr. f. klin. Med. Bd. 55. 1904.

Die ersten Angaben über das Auftreten von Schwindel und Übelkeit beim Hereinbringen von Flüssigkeit in das Mittelohr stammen von LENTIN im Jahre 1836. ULLRICH beschrieb 1847 die gleichen Erscheinungen bei Luftdusche. Ebenso später MÉNIÈRE 1861, BROWN-SÉQUARD und TOYNBEE. SCHMIEDEKAM fand 1868, daß bei Verwendung von Wasser von 25° der Schwindel ausbleibt. 1881 sah BÜRKNER zum ersten Male Nystagmus beim Ausspritzen der Paukenhöhle, eine auch von BAGINSKY bestätigte Beobachtung. Die Ursache wurde in dem Druck des eingeführten Wassers gesucht und zahlreiche Tierexperimente darüber wurden angestellt. 1881 berichtet LUCAE über Schwindel gesetzmäßiger Art bei Anwendung der Gehörgangsluftdusche und sah den Bulbus der gereizten Seite abduziert. 1888 verstärkte KIPP bei 3 Fällen von Labyrintherkrankung den Nystagmus durch Spülung, ebenso COHN 1891. Dieser behauptete aber, bei intakten Trommelfellen niemals Nystagmus gesehen zu haben. URBANTSCHITSCH führte 1896 den durch Ausspritzen erzeugten Nystagmus auf thermische Reize der sensiblen Äste des äußeren und mittleren Ohres zurück. LINDT beschrieb das Ausbleiben des Schwindels beim Eingießen von Flüssigkeit in ein labyrinthloses Ohr [vgl. KALLMANN[1])].

Einen grundlegenden Fortschritt brachten aber erst die Untersuchungen BÁRÁNYS[2]). Dieser stellte fest, daß kaltes und warmes Wasser entgegengesetzten Nystagmus, Vorbeizeigen und Fallreaktion hervorruft, während Wasser von Körpertemperatur ohne Effekt bleibt. Er baute diese Reaktionen zu der klinischen Prüfung des Vestibularapparates aus und gab für sie eine noch heute im wesentlichen gültige Erklärung.

Diese Untersuchungen BÁRÁNYS im Verein mit der von ihm systematisch durchgeführten Drehprüfung haben die Klinik des Vestibularapparates recht eigentlich geschaffen.

Einen weiteren Fortschritt hat die Beobachtung KOBRAKS[3]) gebracht, daß Einspritzen einer geringen Menge entsprechend temperierten Wassers in den Gehörgang genügt, um nach kurzer Latenzzeit Nystagmus hervorzurufen. Nach unseren Untersuchungen ist bei Anwendung bestimmter Prüfungsmodifikationen dabei auch Vorbeizeigen und Fall nachzuweisen [GRAHE[4])].

Methodik.

BÁRÁNY nahm zu seinen Untersuchungen einen Ballon, den er durch einen $^3/_4$ m langen Schlauch mit einem Paukenröhrchen verband. Der Ballon wurde mit Wasser gefüllt, das Paukenröhrchen bis nahe an das Trommelfell gebracht und durch Kompression des Ballons das Trommelfell bespült.

Um einen Maßstab für die Erregbarkeit des Vestibularapparates zu haben, konstruierte BRÜNINGS[5]) das Otocalorimeter:

Dieses besteht aus einem oberen Vorratsgefäß und einem unteren Meßgefäß, welche in bestimmtem Abstand auf einer Holzleiste befestigt sind. Vom oberen Gefäß führt ein Gummischlauch zu einem metallenen doppelläufigen Spülröhrchen, das mit seinem olivenförmigen Ende wasserdicht in den Gehörgang eingesetzt wird. Der Abfluß aus der Spülolive geschieht durch einen Gummischlauch in das untere Gefäß; die Durchströmung ist durch Weite der Zu- und Abflußschläuche und Hähne auf eine bestimmte Geschwindigkeit geeicht. Die bis zum Beginn des Nystagmus durchgelaufene Wassermenge gibt einen Maßstab für die Erregbarkeit ab. Das Vorratsgefäß ist mit einem Trichter zum Einfüllen und einem bis auf den Boden reichenden Thermometer versehen, das die Temperatur des Spülwassers abzulesen gestattet (Abb. 221).

Eine auf gleichem Prinzip beruhende, weniger handliche Konstruktion hat neuerdings RAMADIER[6]) angegeben.

Um Gangabweichungen zu prüfen, sind auch tornisterähnliche Apparate konstruiert worden, welche dem zu Untersuchenden auf den Rücken geschnallt

[1]) KALLMANN: Über kalorischen Nystagmus und seine Prüfung durch Einblasen kalter Luft. Passows Beitr. Bd. 5, S. 91. 1912.

[2]) BÁRÁNY: Untersuchungen über den vom Vestibularapparat des Ohres reflektorisch ausgelösten, rhythmischen Nystagmus und seine Begleiterscheinungen. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 40, S. 191. 1906.

[3]) KOBRAK: Beiträge zum experimentellen Nystagmus. Passows Beitr. Bd. 10. 1918.

[4]) GRAHE: Kalorische Auslösung der Vestibularreaktionen. Passows Beitr. Bd. 15, S. 167. 1920.

[5]) BRÜNINGS: Beiträge zur Theorie, Methodik und Klinik der calorimetrischen Funktionsprüfung des Bogengangsapparates. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 63, S. 20. 1911.

[6]) RAMADIER: Nécessaire pour épreuve cal. Ann. des maladies de l'oreille Bd. 42, S. 71. 1923.

werden. Ein solcher ziemlich umfangreicher, der sogenannte Statokineter, stammt von Quix[1]). Die Durchspülung des Gehörganges findet ähnlich wie beim Otocalorimeter statt. Das Wasser wird durch einen durch Federdruck betriebenen Stempel aus einem wärmeisolierten Vorratsgefäß herausgedrückt.

Struyken[2]) gab einen kleinen Metalltrichter an, mit rechtwinklig angelötetem geschlossenen Röhrchen, das, abschließend in den Gehörgang eingesetzt, mit einer Kältemischung gefüllt wird.

Ruttin hat einen Apparat angegeben, der gleichzeitige Spülung beider Ohren gestattet. Hier sind Paukenröhrchen in Ohrtrichter eingelötet.

Kobrak spült den Gehörgang mittels einer Spritze mit 1 ccm Wasser unter Körpertemperatur. Tritt nach einigen Sekunden kein Nystagmus auf, dann wiederholt er die Spülung mit 2 ccm und steigert die Wassermenge eventuell noch weiter, bis Nystagmus auftritt. Gegebenenfalls geht er auch mit der Temperatur des Wassers herunter (Schwachreizmethode).

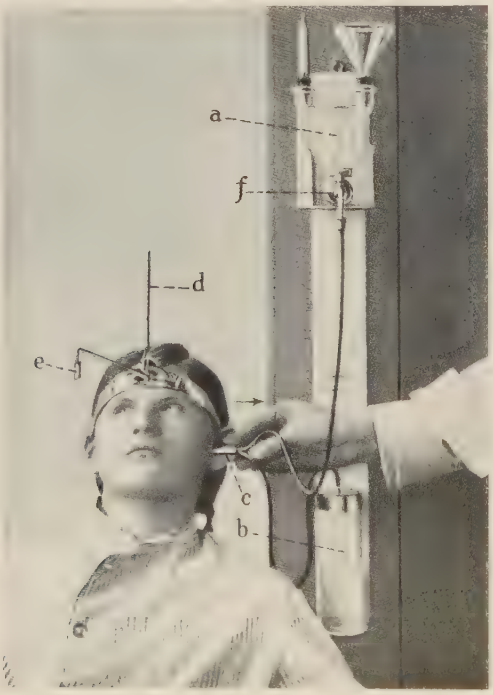


Abb. 221. Otocalorimeter nach Brünings.

Diese Schwellenwertsprüfung hat den großen Nachteil, daß man unter Umständen wiederholte unterschwellige Reize setzen muß, bis die ersten sichtbaren Reaktionen auftreten. Da wir bei Serienuntersuchungen aber feststellen konnten, daß vorhergehende gleiche Spülungen ganz wechselnde Beeinflussungen der Erregbarkeit bedingen, so sind wir von einer bestimmten Wassermenge ausgegangen (5 ccm) und bestimmen Eintritt und Dauer des Nystagmus hinter der Konvexbrille. Das Vorbeizeigen prüfen wir in der angegebenen Modifikation (s. S. 943), da es bei Anwendung der Bárány-schen Methode meistens negativ ausfällt, und die Fallreaktion, wenn nötig, in der Weise, daß wir den Patienten mit rückgeneigtem Kopf, geschlossenen Augen und aneinandergestellten Füßen sich auf den Stuhlrand setzen und aufstehen lassen. Bei solcher Prüfung tritt die entsprechende Fallrichtung häufig noch ein, wenn sie in der üblichen Rombergstellung nicht zu beobachten ist. Wenn bei Spülung mit Wasser von 27°, das wir gewöhnlich anwenden, keine Reaktion auftritt, gehen wir zu kühlerem Wasser über.

Démétriades und Mayer[3]) gehen in der gleichen Weise vor, verwenden nur nicht wie wir Wasser von 27°, sondern solches von Zimmertemperatur (13 bis 16°) und messen die Dauer des Nystagmus meist bei aufrechter Kopfstellung ohne besondere Beobachtungshilfsmittel.

[1]) Quix: Ein Apparat zur Untersuchung des Vestibularapparates. Dtsch. otol. Ges. Jena 1912.

[2]) Struyken: Ein einfacher Labyrinthkühler. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 68, S. 52. 1913.

[3]) Démétriades u. Mayer: Zur kalorischen Labyrinthprüfung mit Minimalreizen. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 6, S. 430. 1922.

Karbowski[1]) legt einen kleinen mit entsprechend temperiertem Wasser getränkten Wattebausch auf das Trommelfell.

Eine andere Methode verwendet Plum[2]). Er bestimmt die Differenz von Körper- und Spülwassertemperatur, welche Nystagmus hervorruft. Kaltes und warmes Wasser wird von 2 Gefäßen aus in einen gemeinschaftlichen Schlauch geleitet und gemischt. Ein in den Mischschlauch eingesetztes Thermometer läßt die Temperatur des in den Gehörgang einfließenden Wassers bis auf 0,1° genau bestimmen. Durch entsprechende Zulassung wird diese Temperatur reguliert.

Die kalorische Reizung kann auch durch Einblasen von kalter Luft erfolgen. Bárány, Neumann, Bloch, Passow und Aspissow[3]) rieten dazu. Dieser gab auch einen besonderen Apparat an, den Herzfeld[4]) modifizierte. Ein anderer Apparat stammt von Dundas Grant [vgl. Thrane[5])] Die Ergebnisse zeigen gegenüber der Spülung keine wesentlichen Unterschiede, diese Prüfungsart kann von Wichtigkeit sein, wenn Perforationen des Trommelfells vorliegen und Spülung eine Infektionsgefahr bedingt.

Ishihara hat in der Kuboschen Klinik[6]) Untersuchungen mit *Diathermie* gemacht. Bei Anwendung großer Elektroden tritt kein Nystagmus auf. Führt man hingegen kleine Elektroden in den Gehörgang, dann ist entsprechender Nystagmus zur gleichen Seite regelmäßig zu beobachten.

1. Subjektive Reaktionen.

Schon Bárány fand, daß bei Spülung eines Ohres mit Wasser über oder unter Körpertemperatur Schwindel auftritt. Genauere Analysen haben Fischer und Wodak[7]) angestellt: Spritzt man bei fixiertem Kopf im Dunkelzimmer bei geschlossenen Augen 5 ccm Wasser von 30° in den rechten Gehörgang, so empfindet eine geschulte Versuchsperson nach wenigen Sekunden eine Horizontaldrehung nach links, die den gleichen Phasenablauf aufweist wie die nach Rotation auftretende Drehempfindung (S. 919). Bei Spülung mit größeren Mengen Wassers oder bei Erniedrigung der Temperatur des Spülwassers treten zu den Horizontaldrehempfindungen Raddrehempfindungen hinzu, die ebenfalls einen rhythmischen Ablauf zeigen. Diese Raddrehempfindungen verschwinden — ebenso wie nach Drehung — eher als die Horizontaldrehempfindungen. Bei weiterer Steigerung des Spülreizes (durch größere Wassermengen oder weitere Erniedrigung der Temperatur) tritt ein Stadium ein, in dem die Versuchsperson ihre Empfindungen nicht mehr analysieren kann, da Horizontal-, Raddreh- und auch Progressivbewegungen durcheinanderlaufen. Dieses Stadium fassen Fischer und Wodak als „Allgemeinschwindel" auf.

Bei der Warmspülung eines Ohres tritt der umgekehrte Vorgang auf, also bei Warmspülung rechts Drehempfindung nach rechts und die übrigen Emp-

[1]) Karbowski: Eine einfache Methode zur Untersuchung der Funktion der Bogengangsapparate mittels Minimalreize. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 58, S. 618. 1924.

[2]) Plum: Methode zur quantitativen Messung der kalorischen Irritabilität. Passows Beitr. Bd. 18. 1922.

[3]) Aspissow: Die Funktionsprüfung des Ohrlabyrinthes mit Hilfe abgekühlter Luft. Rev. mensuelle, St. Petersburg 1910. Ref. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 44, S. 1207.

[4]) Herzfeld: Über vestibuläre Reiz- und Ausfallserscheinungen bei Labyrintherkrankungen. Berlin. klin. Wochenschr. 1910, S. 2389.

[5]) Thrane: Dundas Grants Apparat zur Erzeugung vestibulärer Reaktionen bei Kaltlufteinblasung ins Ohr. Dän. otol. Ges. 1922/23. Ref. Zentralbl. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 4, S. 259. 1923.

[6]) Kubo: Sur le nyst. causé par la diathermie. Ann. des maladies de l'oreille etc. Bd. 43, S. 1049. 1924.

[7]) Wodak: Neue Beiträge zur Funktionsprüfung des Labyrinthes. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 56, S. 826. 1922.

findungen; doch sind die Erscheinungen nicht so ausgeprägt wie bei Kaltspülung.

Fischer und Wodak fanden als Reizschwelle schon eine Differenz von wenigen Zehntel Graden von der Körpertemperatur und sprechen deshalb die Drehempfindung als ein feineres Reagens für Labyrinthreizung an als den Nystagmus und die anderen Reaktionen.

Schilder (zitiert nach Brunner, S. 909) fand im Eigenversuch, daß bei kalorischer Reizung des rechten Ohres sich eine vorgestellte vertikale Linie mit ihrem oberen Ende nach links neigte, während das untere Ende seinen Platz beibehielt. „Nach dem Aufhören des Spülens legte sich die Vertikale in die entgegengesetzte vertikale Richtung."

Wir selbst fanden bei Fixation der Versuchsperson auf unserem „Vestibular"-tische (vgl. S. 957/58) in Vertikalstellung mit geradegestelltem Kopfe nach oben, daß nach Kaltspülung eines Ohres das Gefühl auftritt, mit dem ganzen Körper schräg nach der Seite des nicht gespülten Ohres und vorne zu stehen. Eine den Schilderschen Beobachtungen analoge Empfindung. Bei entsprechender Neigung des Tisches um 3—8° trat das Gefühl des Geradestehens auf. Heißspülung bewirkte eine entsprechende Scheinneigung nach der Seite des gespülten Ohres.

2. Augenreaktionen.

Bárány[1]) fand, daß Spülung eines Ohres mit Wasser unter Körpertemperatur bei aufrechter Kopfhaltung einen nach der Gegenseite gerichteten, vorwiegend rotatorischen, fast stets aber auch mit einer horizontalen Komponente gemischten Nystagmus erzeugt.

Dieser ist auf dem abduzierten Auge stärker, dem adduzierten schwächer, bei Blick nach der Gegenseite wird er am deutlichsten, bei Blick nach der gleichen Seite geringer. Der Nystagmus tritt nach einer Latenzzeit von $^3/_4$—$1^1/_2$ Min. auf, erreicht allmählich seine größte Stärke, behält diese eine Zeitlang und klingt dann allmählich ab. Die Gesamtdauer beträgt $1^1/_2$—2 Min.

Nimmt man Wasser über Körpertemperatur, dann tritt Nystagmus nach der gespülten Seite hin auf, verwendet man Wasser von Körpertemperatur, dann bleibt jede Reaktion aus.

Dasselbe Resultat erhält man beim Einblasen von kalter Luft oder Ätherdämpfen ins Ohr.

Die Richtung des Nystagmus ist abhängig von der Kopfhaltung [Bárány, Hofer[2])].

Neigt man während oder nach der Spülung des rechten Ohres mit kaltem Wasser den Kopf auf die linke Schulter, dann verwandelt sich nach einiger Zeit der horizontalrotatorische Nystagmus nach links in einen reinen Horizontalnystagmus nach rechts, manchmal kommt es zu einer Kombination des nach rechts gerichteten horizontalen und des nach links gerichteten rotatorischen Nystagmus. Démétriades und Mayer (zitiert auf S. 968) fanden bei kalorischer Schwachreizung diese Verwandlung des horizontal-rotatorischen Nystagmus nach links in einen horizontalen nach rechts nur sehr selten. Borries hingegen regelmäßig.

Neigt man den Kopf gegen die rechte Schulter, dann tritt rein horizontaler Nystagmus nach links auf (Bárány, Hofer). Borries[3]) hingegen fand bei Beobachtung des Nystagmus

[1]) Bárány: Untersuchungen über den vom Vestibularapparat des Ohres reflektorisch ausgelösten rhythmischen Nystagmus und seine Begleiterscheinungen. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 40, S. 191. 1906.

[2]) Hofer: Untersuchungen über den kalorischen Nystagmus. Dtsch. otol. Ges. 1911, S. 186.

[3]) Borries: Partielle Affektion der kalorischen Nystagmusreaktion. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 56, S. 30. 1922. — Borries: Theorie des kalorischen Nystagmus. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 113, S. 117. 1925. — Borries: Studien über normale kalorische Reaktion. Acta oto-laryng. Bd. 4, S. 8. 1922.

hinter der Konvexbrille, daß nach kalorischer Kaltspülung des rechten Ohres der horizontal rotatorische Nystagmus nach links bei Kopfneigung um 90° nach rechts zuerst horizontal nach links, dann horizontal nach links und rotatorisch nach rechts, dann rein rotatorisch nach rechts wird.

Beim Kopfbeugen, so daß der Scheitel der Versuchsperson gegen den Fußboden sieht, tritt eine völlige Umkehr des Nystagmus ein. Borries[1]) hat darauf hingewiesen, daß unter normalen Verhältnissen schon Beugung des Kopfes um 90° nach vorn — nicht erst bei 180° — diesen Umschlag hervorruft.

Bei Heißspülung rechts tritt ein nach rechts gerichteter rotatorischer Nystagmus ein, bei Neigung des Kopfes auf die linke Schulter bleibt der rotatorische Nystagmus nach rechts erhalten, manchmal wird er schwächer, und es tritt gleichzeitig ein schwacher horizontaler Nystagmus nach links auf.

Neigung des Kopfes auf die rechte Schulter verwandelt den ursprünglich rotatorischen Nystagmus nach rechts in einen horizontalen. Selten sah Bárány einen gleichzeitigen schwachen rotatorischen Nystagmus nach links. Borries fand dieselben (umgekehrten) Stadien wie bei Kaltspülung, doch trat oft zwischendurch vertikaler Nystagmus nach abwärts oder diagonaler Nystagmus auf. Manchmal hörte der Nystagmus bei Kopfneigung auf und trat beim Aufrichten des Kopfes wieder ein.

Beugung des Kopfes verwandelt ebenso wie die Kaltspülung den Nystagmus in sein Gegenteil, also in einen rotatorischen Nystagmus nach links.

Rückenlage macht nach Bárány keinen Unterschied gegenüber aufrechter Kopfstellung.

Rosenfeld[2]) fand, daß man die Schlagrichtung des kalorischen Nystagmus umkehren kann, wenn man den Patienten von der Rücken- in die Bauchlage bringt.

Auf diese Abhängigkeit der Richtung des kalorischen Nystagmus von der Temperatur und Kopfstellung gründet Bárány die Theorie, daß der kalorische Reiz eine Endolymphströmung in den Bogengängen und dadurch Nystagmus hervorrufe.

Bei aufrechter Kopfstellung bringt die Injektion von kaltem Wasser in den Gehörgang eine Abkühlung des am weitesten nach dem Trommelfell und Gehörgang zu liegenden lateralen Schenkels des horizontalen Bogenganges hervor, die sich der Endolymphe mitteilt. Die abgekühlten Endolymphteilchen werden spezifisch schwerer und bewirken durch Absinken eine Strömung der Endolymphe. Bei Anwendung kalten Wassers und aufrechter Kopfstellung tritt so im horizontalen Bogengange eine Endolymphströmung von der Ampulle zum glatten Schenkel ein. Bei Beugung des Kopfes um 180° steht die Ampulle des horizontalen Bogenganges tiefer, und die Strömung erfolgt bei Kaltwasserspülung nach der Ampulle hin, den umgekehrten Nystagmus bedingend. Heißwasserspülung ruft Erwärmung und dadurch Aufsteigen der erwärmten Endolymphteilchen hervor, bedingt deshalb die umgekehrte Strömung wie bei der Kaltspülung.

Borries[3]) weist hingegen darauf hin, daß der Kalt- und Heißwassernystagmus nicht einfache Gegensätze darstellen, da die Nystagmusumkehr hinter der Bartelsschen Brille in rechter und linker Seitenlage des Kopfes bei Heiß- und Kaltspülung sich nicht entsprechen.

Eine Bestätigung der Bárányschen Hypothese haben Untersuchungen von Brünings (zitiert auf S. 967) gebracht. Dieser zeigte, daß der Nystagmus am ehesten und kräftigsten auftritt, wenn der Kopf so gestellt wird, daß der horizontale Bogengang senkrecht steht, nämlich durch Zurückbeugen des Kopfes um 60° (Optimumstellung 1). Noch günstiger werden die Verhältnisse, wenn man durch weitere Drehung des Kopfes die „Fallhöhe" der Endolymphströmung steigert: Für den rechten horizontalen Bogengang wird der rückgebeugte Kopf unter Beibehaltung der Rückbeugung seitlich nach rechts um 45° in der Ebene des horizontalen Bogenganges geneigt (Optimumstellung 2). In dieser Stellung erstreckt sich nämlich die Endolymphbewegung nicht nur auf einen Quadranten, sondern annähernd auf den ganzen Bogengangshalbkreis. Bei Prüfung mit dem

[1]) Borries: Zitiert auf S. 970.

[2]) Rosenfeld: Das Verhalten des kalorischen Nystagmus in der Ätherchloroformnarkose usw. Neurol. Zentralbl. Bd. 2. 1911.

[3]) Borries: Zur Kenntnis des kalorischen Nystagmus. Versamml. südwestdtsch. Hals-, Nasen- u. Ohrenärzte. Ref. Folia-oto-laryngol. II. Tl. Ref.: Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. u. Rhino-Laryngol. Bd. 24, S. 61. 1925.

von ihm angegebenen Otocalorimeter (s. S. 968) tritt Nystagmus in der Optimumstellung 2 bei einer wesentlich kleineren Reizdosis auf. In ähnlicher Weise ist es möglich, die vertikalen Bogengänge zu prüfen (geringe Neigung des Kopfes zur nichtgespülten Seite). Doch sind die dabei erhaltenen Resultate wesentlich unsicherer.

Uffenorde[1]) prüfte an radikal operierten Affen und Menschen die einzelnen Bogengänge durch Anlegen von kleinen Ätherwirken und erwärmten Sonden und fand die Bárányschе Hypothese durchaus bestätigt. Bei Reizung des horizontalen Bogenganges an dem freiliegenden Tuber ampullare vorn nahe der Ampulle durch Kälte tritt eine kontralaterale Deviation der Augen (resp. homolateraler Nystagmus) auf. Die umgekehrte Reaktion sieht man bei Reizung des hinteren freien Schenkels. Entsprechende Resultate bekam er bei Warmreizung. Erregung des oberen bzw. unteren Bogenganges bewirkte entsprechende Deviation resp. Nystagmus nach oben und unten.

Brünings bestimmte mit dem Otocalorimeter als Reizschwelle für den horizontalen Bogengang beim Normalen im Durchschnitt 70 ccm Wasser, im einzelnen Schwankungen zwischen 50 und 100 ccm. Nachprüfungen von Boeters[2]) ergaben niedrigere Werte: bei 108 Prüfungen im Durchschnitt links 62, rechts 58 ccm mit Unterschieden beider Seiten im Durchschnitt von 20 ccm. Im einzelnen waren die Werte sehr viel schwankender. Bei wiederholter Prüfung kamen im Durchschnitt Unterschiede von 11 ccm, im einzelnen bis zu 70 ccm vor. Zeitlich setzte der Nystagmus im Durchschnitt nach 27 Sekunden ein. Frenzel[3]) fand bei Spülung mit dem Otocalorimeter unter Anwendung der Leuchtbrille für den einzelnen recht konstante Werte, die ungefähr die Hälfte der ohne Leuchtbrille verbrauchten Wassermenge betrugen.

Kiproff[4]), Beck[5]) und Freystadt[6]) haben versucht, die Dauer des Nystagmus als Maß der Erregbarkeit zu verwenden. Unter möglichst gleichen Bedingungen (gleiche Temperatur, Blickrichtung — aber ohne Berücksichtigung der Kopfstellung!) spülen sie und brechen beim Eintritt des Nystagmus die Spülung ab. Sie fanden eine Dauer des Nystagmus von $1^1/_2$—2 Minuten.

Hofer setzte die Versuche, die einzelnen Bogengänge isoliert zu reizen, fort.

Er fand bei Seitenneigung des Kopfes auf die Schulter und beim Vor- und Rückwärtsbeugen die schon angeführten Änderungen des Nystagmus. Außerdem berechnete er denselben für Kopfstellungen, in denen bestimmte Bogengänge horizontal gestellt, also für den kalorischen Reiz ausgeschaltet waren:

a) bei Neigung des Kopfes etwas nach vorne und links (Horizontalstellung des rechten äußeren Bogenganges): rotatorischen Nystagmus nach links;

b) bei Drehung des Kopfes um 45° nach rechts und Neigung um 90° nach links (Horizontalstellung des rechten hinteren vertikalen Bogenganges): horizontalen Nystagmus nach rechts bei Blick nach rechts, rotatorischen Nystagmus nach links bei Blick nach links, evtl. Diagonalnystagmus nach links und unten;

c) bei Drehung des Kopfes um 45° nach rechts und Beugung um 90° nach rückwärts (Horizontalstellung des rechten vorderen Bogenganges): Horizontalnystagmus nach links, rotatorischen Nystagmus nach rechts, evtl. Diagonalnystagmus nach rechts und oben.

[1]) Uffenorde: Experimentelle Prüfung der Erregungsvorgänge im Vestibularapparat usw. Passows Beitr. Bd. 5, S. 332. 1912.

[2]) Boeters: Vergleichende Untersuchungen über den Drehnachnystagmus und den kalorischen Nystagmus. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 71, S. 77. 1924.

[3]) Frenzel: Beiträge zur Theorie und Methodik der thermischen Vestibularerregung. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 113, S. 233. 1925.

[4]) Kiproff: Quantitative Messung des kalorischen Nystagmus bei Labyrinthgesunden. Passows Beitr. Bd. 2.

[5]) Beck: Quantitative Messung des kalorischen Nystagmus. Passows Beitr. Bd. 2.

[6]) Freystadt: Beitrag zur Untersuchung des kalorischen Nystagmus. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 43.

Der berechnete horizontale und rotatorische Nystagmus trat immer auf, nur ausnahmsweise fand sich rein horizontaler Nystagmus oder rein rotatorischer Nystagmus. Der erwartete diagonale Nystagmus hingegen trat bei 500 Fällen nur in ca. 10% auf.

Diese Versuche sind deshalb nicht eindeutig, weil Hofer den Einfluß der verschiedenen Kopfstellungen auf den Tonus der Augenmuskeln (vgl. S. 927/28) nicht kannte.

Es gelingt nicht, durch Kaltspülung Vertikalnystagmus zu erzeugen.

Bei Erregung des kalorischen Nystagmus mit der Kobrakschen Schwachreizmethode [wobei auch der Kurzreiz von Wichtigkeit ist[1])] tritt Nystagmus in der von Bárány beschriebenen Weise nach einer Latenzzeit von einigen Sekunden auf.

Vor dem Auftreten der kontralateral gerichteten Nystagmusschläge bei Kaltspülung sah Kobrak[2]) häufig homolateral gerichtete Nystagmusschläge, eine Beobachtung, die wir bestätigt haben. Außerdem sah er gelegentlich den experimentell erzeugten Nystagmus in einen Dauernystagmus übergehen.

Er unterscheidet deshalb beim kalorischen Schwachreiznystagmus 5 Zonen:

1. Zone der hypotonischen Sensibilisierung (Latenzzeit);
2. Zone der langsamen Komponente;
3. Zone des Deutlicherwerdens der raschen Anfangszuckungen;
4. Zone der regelmäßigen rhythmischen Zuckungen;
5. Zone der hypertonischen Sensibilisierung.

Bei Prüfung in der von uns angegebenen Weise (Kopf rückgebeugt, Injektion des Wassers in ca. 2 Sek., Beobachtung des Nystagmus durch Konvexbrille) durch 5 ccm Wasser von 27° fanden wir die Latenzzeit nicht nur individuell Schwankungen unterworfen, sondern auch verschieden bei Prüfung derselben Person zu verschiedenen Zeiten. Im allgemeinen trat die langsame Komponente des Nystagmus nach 14–20 Sek. auf. Doch kamen auch unter normalen Verhältnissen Grenzwerte von 10—30 Sek. vor. Größer sind die Differenzen des Endpunktes des Nystagmus. Wir sahen ihn im allgemeinen nach 100—140 Sek. aufhören. Die Grenzwerte betrugen 60 und 200 Sek. Während so die Unterschiede zu verschiedenen Zeiten und bei verschiedenen Personen recht groß sein können, sind dieselben beim Vergleich beider Seiten sehr gering. Die Latenzzeit differiert meist nur um wenige Sekunden, der Endpunkt um höchstens 30—40 Sek. Deshalb ist die Methode in dieser Form zur Vergleichung der Erregbarkeit beider Vestibularapparate klinisch sehr geeignet [Grahe[3])].

Démétriades und Mayer (zitiert auf S. 968) fanden bei Anwendung von Wasser von Zimmertemperatur bei aufrechter Kopfhaltung ohne Beobachtungshilfsmittel den Anfang des Nystagmus bei 15—30 Sek., den Endpunkt bei 60 bis 120 Sek.

Bei diathermischer Reizung fand Ishihara (zitiert auf S. 969) bei unipolarer Reizung den Nystagmus auftreten nach einer Latenzzeit von 45 Sek. (maximal 50, minimal 30 Sek.). Die Differenz zwischen beiden Ohren betrug in 90% 0—10 Sek., manchmal bis 20 Sek. Der Nystagmus hielt 40—210 Sek. an. Bei Seitenneigung des Kopfes und bipolarer Reizung trat nach einer Latenzzeit von 51 Sek. (maximal 65, minimal 40) rotatorischer Nystagmus zur geneigten Seite auf.

Wie sowohl Kobrak als auch wir unabhängig von ihm festgestellt haben, tritt bei Schwachreizung der Nystagmus eher auf als bei Massenspülung. Während Kobrak diese Hemmung in das periphere Labyrinth verlegt — anfangs[2]) auf

---

[1]) Kobrak: Über kalorische Schwach- und Kurzreize usw. Passows Beitr. Bd. 19, S. 321. 1923.

[2]) Kobrak: Statische Funktionen des menschlichen Körpers. Berlin: Karger 1922.

[3]) Grahe: Weitere Mitteilungen über die Auslösung des Nystagmus durch 5-ccm-Spülung. Passows Beitr. Bd. 17, S. 251. 1921.

reflektorische Gefäß-, dann auch auf sensible Reize (Trigeminus)[1]) —, führen wir die Hemmung auf sensible Gehörgangsreflexe zurück, welche ohne Beteiligung des Labyrinthes auf die zentrale Nystagmusbahn einwirken [Grahe[2])].

Kobrak hat, ausgehend von dem Gedanken, daß die Weiterleitung so geringer Temperaturdifferenzen, wie sie bei der Schwachreizung verwandt werden können, bis zum Labyrinth nicht sehr wahrscheinlich sei, die Bárányschc Theorie der Auslösung der Endolymphströmung durch physikalische Wärmefortleitung angezweifelt. Er nimmt vielmehr an, daß die Kaltspülung reflektorisch eine Randanämie der exponierten Labyrinthteile mit konsekutiver Hyperämie der medialen Teile bewirke und daß durch den Gefäßreiz eine richtungsunbetonte Nystagmusbereitschaft, durch Nachlaß der Gefäßspannung die den kontralateralen Nystagmus bewirkende Endolymphströmung hervorgerufen werde [vgl. auch Scász[3])].

Wir selbst haben gezeigt, daß, abgesehen von allgemeinen Bedenken gegen die Gefäßtheorie, eine solche vasomotorische Auslösung der kalorischen Reaktion unwahrscheinlich ist, da wir beim Einbringen körperwarmen Adrenalins selbst bei Trommelfellperforation keinen Nystagmus auftreten sahen und da die Gefäßtheorie niemals die Veränderungen des Nystagmus bei Änderung der Kopfstellung zu erklären vermag. Allerdings kommen nach unserer Ansicht zu dem physikalischen Reize im Sinne von Bárány reflektorische Einflüsse hinzu, die wir als zentral (nicht am Labyrinth) angreifende sensible Gehörgangsreflexe auffassen. Auf deren Einfluß sind die vor Eintritt des typischen kalorischen Nystagmus auftretenden homolateralen Zuckungen, ebenso wie die Hemmung des Nystagmuseintrittes bei der Massenspülung zurückzuführen. Abgesehen von der hemmenden Einwirkung allgemeiner sensibler Reize auf einen bestehenden kalorischen Nystagmus vermochten wir nämlich auch bei fehlendem Labyrinth durch Kaltspülung Nystagmus hervorzurufen[4]). Auch Lund[5]) sah positive kalorische Reaktion trotz früherer Labyrinthektomie, die Richtung des Nystagmus ließ sich aber durch Kopfstellungsänderungen nicht beeinflussen. Auch die Beobachtungen Griessmanns[6]), der durch Auflegen von kalten und heißen Lappen auf den Hals Nystagmus hervorrief, Beobachtungen, die wir sowohl wie Démétriades und Meyer nicht als regelmäßig bestätigen konnten, gehören hierher. Es sei hier auch an die Beeinflussung des Augenmuskeltonus durch Hals- und Beckendrehungen erinnert (vgl. S. 927 28). In gleicher Weise nimmt neben der physikalischen Auslösung des kalorischen Nystagmus im Sinne von Bárány auch Eckert[7]) sensible Reize an [vgl. auch Charousek[8])].

Eine weitere Stütze hat die Bárányschc Theorie erfahren durch thermoelektrische Untersuchungen von Schmaltz und Völger[9]). Diese konnten auch bei kalorischer Schwachreizung am horizontalen Bogengang des Menschen (das Thermoelement wurde an entsprechender Stelle einer Antrotomiehöhle eingelegt) Temperaturausschläge feststellen. Ähnliche Untersuchungen am Felsenbeinpräparat haben Frenzel[10]), Meurmann[11]) und Dohlmann[12]) angestellt.

[1]) Kobrak: Über kalorische Schwach- und Kurzreize und hierbei in Frage kommende Gesetzmäßigkeiten. Passows Beitr. Bd. 19. S. 321. 1923.

[2]) Grahe: Zur Wirkungsweise des kalorischen Schwachreizes. Passows Beitr. Bd. 19 S. 101. 1923.

[3]) Scász: Vasomotorensystem und Gehörorgan. Folia-oto-laryngol. II. Tl. Ref.: Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. u. Rhino-Laryngol. Bd. 23, S. 315. 1925.

[4]) Grahe: Otologische Diagnostik. Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 21, S. 114. 1923.

[5]) Lund: Positive kalorische Reaktion trotz früherer Labyrinthektomie. Dän. otol. Ges. Bd. 12. 1922. Folia-oto-laryngol. II. Tl. Ref.: Internat. Zentralbl. d. Ohrenheilk. u. Rhino-Laryngol. Bd. 22, S. 258. 1924.

[6]) Griessmann: Kalorische Erregung des Ohrlabyrinths. Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 19, S. 226. 1922.

[7]) Eckert: Ist der Nystagmus bei kalorischen Schwach- und Starkreizen physikalisch oder physiologisch bedingt? Zeitschr. f. Hals-, Nasen u. Ohrenheilk. Bd. 2. 1922.

[8]) Charousek: Die Rolle der Labyrinthgefäße bei den Vestibularreaktionen. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 6 (Kongreßber.), S. 219. 1923.

[9]) Schmaltz u. Völger: Über die Temperaturbewegung im Felsenbein bei der kalorischen Reizung des Vestibularapparates. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 204, S. 708. 1924.

[10]) Frenzel: Beiträge zur Theorie und Methodik der thermischen Vestibulariserregung. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 113, S. 233. 1925.

[11]) Meurmann: Experimentell Investigations of conducting of the warmth etc. Acta oto-laryngol. Bd. 6, S. 555. 1924.

[12]) Dohlmann: Physikalische und physiologische Studien zur Theorie des kalorischen Nystagmus. Acta oto-laryngol., Suppl. V. Upsala 1925.

Bei der genauen Auswertung der erhaltenen Kurven fand SCHMALTZ[1]), daß der Nystagmus aufhört zu schlagen, wenn die Endolymphe noch in Bewegung sein muß. Dieses Verhalten ist mit der MACH-BREUERschen Annahme, daß die Endolymphströmung eine Verbiegung der Cupula bewirke, und daß diese den reizauslösenden Faktor darstelle, nicht vereinbar. Deshalb modifizierte SCHMALTZ die Theorie dahin, daß er nicht die Cupulabewegung als ausschlaggebend annimmt, sondern eine asymmetrische Verschiebung des um die Cupula gelagerten Konzentrationsschleiers (vgl. S. 917 u. 929).

EWALD[2]) und BARTELS[3]) haben angenommen, daß der thermische Reiz direkt am Nerven angreife: Wärme erzeuge Steigerung der Funktion, Kälte lähme oder hemme sie. Doch erscheint diese Theorie nicht haltbar angesichts der Tatsache, daß bei einseitiger Labyrinthlosigkeit vom gesunden Labyrinthe durch Wärme und Kälte Nystagmus nach beiden Seiten ausgelöst werden kann. BARTELS sucht diesen Einwand dadurch zu entkräften, daß er nach einseitiger Labyrinthentfernung die Herstellung eines neuen Gleichgewichtes durch Eintreten einer anderen tonisierenden Kraft annimmt.

Erwähnt sei, daß BORRIES[4]) auf Grund von Versuchen an Tauben, bei denen er nach Extraktion der häutigen Bogengänge noch kalorischen Nystagmus auszulösen vermochte, die kalorische Reaktion als generelle Labyrinthreaktion auffaßt, bei der wesentlich die Otolithen mit in Betracht kommen. [Ähnlich MYGIND[5]), THORNVAL[6]) hingegen bestätigt die BORRIESschen Versuche nicht.]

Auch BLUMENTHAL[7]) vermag durch seine Versuche an Hunden die Gefäßtheorie KOBRAKS nicht zu stützen: wenn er langdauernde Massenspülungen mit Wasser von 10—12° ausführte, dann schwand die Beeinflußbarkeit des Nystagmus durch Kopfstellung. Nach intramuskulärer Injektion von Suprarenin wurde die kalorische Erregbarkeit stark herabgesetzt. Da bei beiden Versuchen ganz unübersehbare zentrale Erregbarkeitsveränderungen in Betracht kommen, so sind sie zur Entscheidung der Frage, ob beim kalorischen Reiz eine periphere Gefäßerregung in Betracht kommt, nicht geeignet. CHAROUSEK und KRASA[8]) nehmen bei Schwach- und Kurzreizen an, daß der Erregungsvorgang zentral in einem gesetzmäßigen, konstanten Eigenrhythmus abläuft. Dabei zeigen die beteiligten Kerngebiete eine Phasendifferenz, und die Autoren konnten durch geeignete Wahl des Zeitpunkts, in welchem bei schon bestehender Reaktion neue periphere Reize gesetzt wurden, eine Steigerung bzw. Schwächung des Nystagmus und der Zeigereaktion bewirken.

Ähnlich wie bei der Drehung hat sich auch bei der kalorischen Reizung gezeigt, daß auch Früh- und Neugeborene richtigen kalorischen Nystagmus aufweisen können [HALD[9]), THORNVALL[10]), VOSS u. a.]. Meist pflegt allerdings nur die langsame Komponente sich einzustellen.

Gleichzeitiges Ausspritzen beider Ohren.

BÁRÁNY fand bei gleichzeitigem Ausspritzen beider Ohren rotatorischen Nystagmus nach rechts bei Blick nach rechts, solchen nach links bei Blick nach links. Bei Personen, die später einen Unterschied in der Erregbarkeit beider Seiten aufwiesen, fand sich ein nach einer Seite auftretender Nystagmus.

[1]) SCHMALTZ: Versuche zu einer Theorie des Erregungsvorganges im Ohrlabyrinth. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 207, S. 125. 1925.

[2]) EWALD, in HITZIG: Der Schwindel. 2. Aufl., bearb. von EWALD u. WOLLENBERG. Berlin-Wien 1911.

[3]) BARTELS: Über die Erregung des kalorischen Nystagmus. v. Graefes Arch. f. Ophth. Bd. 110, S. 435. 1922.

[4]) BORRIES: Experimentell studies on the rotatory and the caloric test in pigeons. Acta oto-laryngol. Bd. 2, S. 398. 1921. — BORRIES: Theorie des kalorischen Nystagmus. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 113, S. 117. 1925.

[5]) MYGIND: Wie entsteht kalorischer Nystagmus? Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 11, S. 68. 1925.

[6]) THORNVAL: Experimentelle Untersuchungen an Tauben. Dän. oto-laryngol. Ges., April 1922. Folia-oto-laryngol. II. Tl. Ref.: Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. u. Rhino-Laryngol. Bd. 21, S. 101. 1923.

[7]) BLUMENTHAL: Zur Erklärung des kalorischen Nystagmus. Passows Beitr. Bd. 20, S. 307. 1924 u. Zeitschr. f. Laryngol. Bd. 12, S. 357. 1924.

[8]) CHAROUSEK u. KRASA: Beiträge zur Vestibularreaktion. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 9, S. 373. 1924.

[9]) HALD: Dän. oto-laryngol. Verein 1908. Zentralbl. f. Ohrenheilk. 1909, S. 270 u. 469.

[10]) THORNVALL: Die kalorische Reaktion bei Neugeborenen. Hospitalstidende 1921, S. 64. Ref. Zentralbl. f. Neurol. u. Psychiatrie Bd. 25, H. 7, S. 411.

Ruttin[1]) hat einen Kopfhalter angegeben, an dem zwei Ohrentrichter mit eingelöteten Paukenröhrchen befestigt sind. Er sah bei gleichzeitigem Ausspritzen keinen Nystagmus, wenn beiderseits gleiche Erregbarkeit und gleiche Wärmeüberleitungsbedingungen vorhanden waren.

Da aber auch Ungleichheit der letzteren Nystagmus hervorruft, so ist diese Methode zur Prüfung auf gleiche vestibulare Erregbarkeit nicht zu verwenden. Dieser Fehler fällt weg bei diathermischer Reizung beider Ohren (Ishihara, zitiert auf S. 969).

3. Körperreflexe.

Außer den Augenzuckungen treten auch tonische Innervationsänderungen der Körper- und Gliedmaßenmuskulatur ein, die Fischer und Wodak (zitiert auf S. 937ff.) als vestibulare Körperreflexe bezeichnen und die im wesentlichen genau so verlaufen wie die vestibularen Körperreflexe nach der Drehung.

Spült man einen Gehörgang mit kaltem Wasser, dann tritt allmählich eine Neigung und Drehung des Stammes (Körperdrehreflex und Körperneigungsreflex) nach der gespülten Seite ein; dabei dreht und neigt sich der Kopf in den Halsgelenken (Kopfdreh- und Neigungsreflex) und die Arme in den Schultergelenken noch relativ zum Stamm nach der gleichen Seite, gleichzeitig tritt der Arm der gespülten Seite deutlich tiefer (Arm-Tonus-Reaktion). Bei deutlicher Ausprägung kommt die „Diskuswerferstellung" zustande. Wird die Versuchsperson nicht unterstützt, dann fällt sie allmählich nach der gespülten Seite hin um. Wird sie gehalten, dann kehrt der Körper langsam in die Ausgangsstellung zurück, und es beginnt dieselbe Bewegung — nur schwächer — nach der entgegengesetzten Seite. Nach Rückkehr in die Ausgangsstellung tritt eine wiederum schwächere Bewegung nach der gespülten Seite ein. Solcher Wechsel kann mehrmals erfolgen. Es besteht also, wie bei der Drehung, eine phasische Rhythmik, die sich über eine halbe Stunde lang erstrecken kann. Bei Prüfung im Wasser, während die Versuchsperson auf dem Rücken liegend gehalten wird, ebenso beim Hängen der Versuchsperson an Ringen unter Unterstützung der Arme, treten dieselben Bewegungen auch an den Beinen auf.

Warmwasserspülung bewirkt den entgegengesetzten Effekt, der meist schwächer verläuft.

Bei Fixation des Kopfes durch ein Beißbrettchen treten die beschriebenen Reflexbewegungen in gleicher Weise am Körper und den Extremitäten auf, ebenso an den Extremitäten, wenn jede Bewegung des Kopfes und Rumpfes unmöglich gemacht ist. Es handelt sich also bei allen Reflexen, ebenso wie bei der Drehung, um Vestibularreflexe, deren Ablauf allerdings durch die Stellungsänderung der einzelnen Körperteile zueinander modifiziert wird (vgl. S. 449ff.).

Die Reaktionen sind nur nachweisbar, wenn die Versuchsperson den Bewegungen nachgibt. Auf dieser leichten Unterdrückbarkeit dürfte auch beruhen, daß der experimentelle Nachweis von Tonusänderungen bei kalorischer Reizung im allgemeinen nicht gelang [Brunner und Frühwald[2]), Griessmann[3])]. Nur Beck und Biach[4]) haben bei kalorischer Reizung homolaterale Steigerung der Sehnenreflexe gefunden.

Einzelheiten dieser Körperreflexe sind schon länger bekannt:

[1]) Ruttin: Zur Differentialdiagnose der Erkrankungen des vestibularen Endapparates und seiner zentralen Bahnen. Dtsch. otol. Ges. 1909.

[2]) Brunner u. Frühwald: Studien über die Stimme und Stimmwerkzeuge von Taubstummen. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 1, S. 46. 1922.

[3]) Griessmann: Diskussionsbemerkung. Verhandl. d. dtsch. Hals-, Nasen- u. Ohrenärzte 1921, S. 269.

[4]) Beck u. Biach: Labyrinth- und Sehnenreflexe. Berlin. klin. Wochenschr. 1912, S. 300.

So sah UDVARHELYI[1]) den „Körperdrehreflex" bei Kalorisation.

Die Kopfneigung wurde 1912 von BALDENWECK[2]) beschrieben. Auf das regelmäßige Vorkommen der Kopfdrehung und -neigung bei Spülung und Drehung weisen in jüngster Zeit KRAGH[3]) und BORRIES[4]) hin, diese „Kopfreaktion" als langsame Komponente des Kopfnystagmus [URBANTSCHITSCH)[5]] auffassend, eine Beobachtung, die wir auch bei kalorischen Schwachreizen bestätigen können.

Das Abweichen der Arme hat schon BÁRÁNY (zitiert auf S. 909) gesehen und darauf den Zeigeversuch aufgebaut. Auch UDVARHELYI[1]) hat die Abweichung der Arme und die Höhendifferenz derselben bei der Spülung beschrieben.

Die Armbewegungen werden bei der klinischen Untersuchung meistens in der Form des Zeigeversuches geprüft. Das Vorbeizeigen tritt dabei in der Richtung der langsamen Nystagmuskomponente auf, ist wie diese von der Art der Kopfstellung abhängig. Bei der Schwachreizspülung tritt Vorbeizeigen regelmäßig nur bei Prüfung in der von uns angegebenen Modifikation auf, während es in der BÁRÁNYschen Anordnung nicht immer zu beobachten ist (GRAHE: S. 943).

Ähnlich wie bei der Schwachreizprüfung vor dem Auftreten des typischen Nystagmus unregelmäßige homo- und heterolaterale Augenzuckungen zu beobachten sind, kann man solche richtungsunspezifischen Einflüsse direkt nach der Spülung auch bei der Zeigeprüfung feststellen:

Sofort nach der Spülung tritt häufig Vorbeizeigen mit dem Arm der gespülten Seite nach außen auf, wenn man die Zeigeprüfung in Adductionsstellung (d. h. die zu treffenden Zeigefinger näher als Schulterweite gehalten) ausführen läßt; hingegen nach innen, wenn die Arme in Abductionsstellung (d. h. weiter als Schulterweite) geprüft werden; es besteht also anfangs die Tendenz, nach der Mittelstellung (ungefähr Schulterweite) abzuweichen. Erst nach einigen Sekunden stellt sich das typische richtungsspezifische Vorbeizeigen ein, das sich durch Abweichen nach der gespülten Seite (in Adductionsstellung meist nur mit dem gleichnamigen Arm nach außen, in Abductionsstellung oft nur mit dem ungleichnamigen Arm nach innen) kundgibt [GRAHE[6])]. Wir neigen dazu, hier in Analogie zu den unspezifischen Augenzuckungen rein sensible — das Labyrinth nicht betreffende — Reize anzunehmen, wie wir ja auch bei fehlendem Labyrinth durch kalorische Reize Vorbeizeigen auszulösen imstande waren (vgl. S. 944). SCÁSZ[7]) nimmt in erster Linie Gefäßreaktionen als auslösende Ursache an. Doch scheint uns seine Beweisführung nicht stichhaltig.

Das Fallen des Körpers nach der Spülseite bei Kaltspülung ist schon seit BÁRÁNY bekannt und seither als „Fallreaktion" in den klinischen Untersuchungsgang mit einbezogen. Auch diese findet in Richtung der langsamen Nystagmuskomponente statt, ist also von der Kopfstellung abhängig.

Bei kalorischer Schwachreizung ist die „Fallreaktion" oft nur dann zu beobachten, wenn man den Patienten mit geschlossenen Füßen und Knien und angelegten Armen bei zurückgebeugtem Kopfe und geschlossenen Augen von einem Stuhlrand aufstehen läßt (GRAHE: S. 967).

---

[1]) UDVARHELYI: Über den ursächlichen Zusammenhang der nach Schädelverletzung auftretenden Zeigedifferenzen usw. Dtsch. Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. 63, S. 185. 1919.

[2]) BALDENWECK: L'inclinaison et la rotation de la tête pendant l'épreuve calorique. Ann. des maladies de l'oreille 1912.

[3]) KRAGH: La réaction vestibulaire de la tête. Acta oto-laryngol. Bd. 4, S. 209. 1922.

[4]) BORRIES: Kopfnystagmus beim Menschen. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 108, S. 127.

[5]) URBANTSCHITSCH: Kopfnystagmus. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 44, S. 1. 1910.

[6]) GRAHE: Der Einfluß des Trigeminus auf das Vorbeizeigen. Acta oto-laryngol. 1926.

[7]) SCÁSZ: Beiträge zum vasomotorischen Schwindel usw. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 10, S. 157. 1924. — SCÁSZ: Vasomotorensystem und Gehörorgan. Folia-oto-laryngol. I. Tl. Orig.: Zeitschr. f. Laryngol., Rhinol. u. ihre Grenzgeb. Bd. 23, S. 315. 1925.

Bei gleichzeitiger äqualer Doppelspülung fanden Fischer und Wodak[1]) nach einer Latenzzeit von wenigen Sekunden starke Fallneigung nach vorn, die einen phasischen Ablauf zeigte. Bei Heißspülung tritt zuerst Fall nach hinten und darauf entsprechender phasischer Ablauf ein. Bei Kopfstellungsänderungen erfolgt der Fall diametral entgegengesetzt der Kopfstellung. Die Kopfbeugung um 15—30° nach vorn stellt eine Indifferenzlage dar, in welcher nur Schwanken, kein Fall eintritt (vestibularer Pulsionsreflex).

4. Weitere Reaktionen bei Spülreizung.

Auch auf die Pupillenweite hat die Kalorisation einen Einfluß. Udvarhelyi (S. 954) fand analog der Drehreizung eine ungleiche Erweiterung der Pupillen. Nelissen und Weve fanden, daß Kaltspülung eine beiderseitige Pupillenerweiterung verursacht, die auch bei gleichzeitiger Kaltspülung beider Ohren zu beobachten ist. Schon aus diesem Befunde, ebenso wie aus den Ergebnissen bei Spülung von Taubstummen mit nicht oder schwach erregbaren Labyrinthen (28% positive Reaktionen), geht aber, wie Fischer und Wodak[2]) mit Recht betonen, hervor, daß neben vestibularen Einflüssen auch sensible Reize der Gehörgänge dabei eine wesentliche Rolle spielen müssen.

Bei stärkerer kalorischer Reizung treten in gleicher Weise wie bei stärkerer Drehung vasovegetative Symptome (Erblassen, Erröten, Schweißausbruch usw.), Übelkeit und Erbrechen ein.

Experimentelle Untersuchungen über vegetative Veränderungen bei kalorischer Labyrinthreizung haben Allers und Leidler[3]) angestellt. Sie fanden (wie früher Démétriades und Spiegel am Kaninchen) bei Kaltspülung eine deutliche, aber nicht gesetzmäßige Beeinflussung der Atmung:

Mit dem Auftreten des Nystagmus, aber nicht abhängig von seiner Stärke, findet sich eine Verkürzung der Inspiration und Verlängerung der Exspiration, die sich bis zu einer mehrere Sekunden dauernden Atempause steigern kann. Die Reaktion ist unabhängig vom Schwindelgefühl und unabhängig vom Nystagmus, da sie während eines optischen Nystagmus ausbleibt. Das Pletysmogramm zeigt keine regelmäßige Veränderungen.

Almour und Kahn[4]) haben den Einfluß von Heißspülung (Wasser von 68°) auf das Elektrokardiogramm untersucht, aber keine Veränderung desselben dabei feststellen können.

Udvarhelyi (S. 954) fand in einem Teil der Fälle bei kalorischer (wie rotatorischer) Reizung Verringerung der Pulsfrequenz und Erhöhung des Blutdrucks. Wotzilka[5]) hingegen stellte schon bei kalorischen Schwachreizen (ebenso wie bei schwachen Drehreizen) eine Blutdrucksenkung fest, die eine individuell bestimmte Kurve aufwies. Die Pulszahl ging nicht damit konform.

[1]) Fischer u. Wodak: Unbekannte Vestibulariseffekte bei gleichzeitiger äqualer Doppelspülung. Klin. Wochenschr. Jg. 3, H. 31. 1924.

[2]) Fischer u. Wodak: Zur Arbeit von Nelissen u. Weve: Sur la dilatation de la pupille etc. Acta oto-laryngol. Bd. 5, S. 518. 1924.

[3]) Allers u. Leidler: Über eine „vestibuläre Atemreaktion". Klin. Wochenschr. Jg. 2. S. 1808. 1923. Allers u. Leidler: Zur Kenntnis einiger physiologischer Auswirkungen der Vestibulariserregung. I. Das Verhalten der Atemkurve und des Plethysmogrammes bei kalorischer Reizung (Versuche am Menschen). Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 202, S. 278. 1924.

[4]) Almour u. Kahn: Effect of labyrinthine stimulation on the vagus control of the heart. Proc. of the soc. f. exp. biol. a. med. Bd. 21, S. 256. 1924. Ref. Zentralbl. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 5, S. 414. 1924.

[5]) Wotzilka: Klinische Untersuchungen über den Einfluß der Labyrinthreizung auf den Blutdruck. Dtsch. Hals-, Nasen- u. Ohrenärzte Prag V. 1924. Ref. Zentralbl. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 5, S. 480. 1924; Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 10 (Kongreßber.), S. 127. 1924 u. Bd. 12 (Kongreßber.), S. 649. 1925.

Karlefors[1]) sah bei Spülung des Ohres mit kaltem Wasser mit dem Gegenrollapparat Báránys eine Drehung der Augen auftreten zur gespülten Seite, die unabhängig vom Nystagmus diesen um 3—4 Minuten überdauerte, mit dem vorderen vertikalen Bogengange nichts zu tun hatte und vielleicht eine Otolithenreaktion vorstellt. Außerdem fand er einige Zeit nach Ablauf der typischen kalorischen Nystagmus- und Vorbeizeigereaktion diese als Nachreaktion sich umkehren.

II. Galvanische Reizung.

Schon Ritter und Purkinje (zitiert auf S. 914) war bekannt, daß Durchleitung eines galvanischen Stromes durch die Felsenbeine Schwindel und Augenbewegungen erzeuge. Die ersten systematischen Untersuchungen stammen von Hitzig[2]), der nicht nur eine genaue Analyse der Körper- und Scheinbewegungen, sondern auch des Nystagmus gab; doch führte er die Erscheinungen auf Hirnreizung zurück, ohne der Vestibularapparate Erwähnung zu tun. Breuer erst erkannte, daß es sich bei der Galvanisation des Kopfes um Labyrinthreaktionen handelt.

Methodik.

Die Durchleitung des elektrischen Stromes geschieht entweder durch Auflegen von Kochsalz getränkten Elektroden auf die angefeuchtete Haut beider Warzenfortsätze oder Tragi — das Auflegen der Elektroden auf die Warzenfortsätze ist unangenehm und gestattet nur eine geringe Steigerung der Stromstärke, was beim Anlegen an den Tragus nicht der Fall ist — oder unipolar durch Aufsetzen der indifferenten Elektrode in den Nacken oder sonstwo am Körper (Halten in der ungleichnamigen Hand), der differenten am Warzenfortsatz oder Tragus.

Breuer hat auch im Selbstversuch sich eine Elektrode in die Tube einführen lassen, die andere auf dem Warzenfortsatz aufgesetzt.

Eine besondere Stromzuführung hat Molinié[3]) angegeben. Er setzt an den Hammergriff eine Gehörknöchelchenpinzette an, die frei aus dem Gehörgang herausragt, durch welche er den Strom zuleitet.

Es ist nur der galvanische Strom wirksam, während der faradische keine Reaktionen auslöst.

1. Der galvanische Schwindel.

Bei schwachen Strömen empfinden wir eine Art Benommenheit (Hitzig), die Brunner-Junger[4]) als Tastschwindel auffaßt, da eine Desorientierung bezüglich der Lage der einzelnen Körperteile zueinander oder des Körpers zu seiner Unterstützungsfläche eintritt. Dazu kommen akzidentelle Sensationen, wie Schwarzwerden vor den Augen, Brennen und Zittern in den Augen, Übelkeit.

Bei stärkeren Strömen (10—20 MA) beobachten wir regelmäßige Scheinbewegungen (systematischer Schwindel nach Hitzig):

[1]) Karlefors: Vestibular after-reactions, especially caloric after reactions. Acta otolaryngol. Bd. 5, S. 307. 1923.

[2]) Hitzig: Über die beim Galvanisieren des Kopfes entstehenden Störungen der Muskelinnervation und der Vorstellungen vom Verhalten im Raume. Reicherts u. du Bois-Reymonds Arch. 1871, H. 5 u. 6. — Hitzig, Ewald u. Wollenberg: Der Schwindel. Nothnagels Handb., 2. Aufl. Wien u. Leipzig 1911.

[3]) Molinié: Nystagmus galvanique. Encéphale Bd. 17, S. 641. 1922. Ref. Zentralbl. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 2, S. 536. 1923. Molinié: Nystagmus galvanique. Rev. de laryngol., d'otol. et de rhinol. Bd. 44, S. 629. 1923. Ref. Zentralbl. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 4, S. 211. 1924.

[4]) Junger: Galvanische Prüfung des Labyrinthes. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 56, S. 451. 1922.

Die Gesichtsobjekte scheinen wie ein dem Gesichte paralleles, aufrechtes Rad von der Seite der Anode nach der Seite der Kathode zu kreisen. Im Momente der Öffnung ändern sie ihre Richtung, so daß nun die Scheinbewegung auf der Seite der Kathode eine aufsteigende und auf der Seite der Anode eine absteigende Richtung hat.

Die Scheinbewegung tritt von einer bestimmten Stromstärke ab ein, ist nicht von Änderungen der Stromdichte abhängig [Brünings[1])] und dauert während des Kettenschlusses an (Hitzig).

Nagel (zitiert auf S. 915) sah eine Leuchtlinie im dunkeln Raume sich bei Stromschluß nach der Kathodenseite neigen und sich scheinbar drehen während der Fortdauer des Stromes, ohne daß sie sich über die erste Schiefstellung hinaus bewegte.

Beobachtet man hingegen gleichzeitig ein Nachbild und eine Leuchtlinie im Dunkelraum, dann läßt nur die Leuchtlinie die für den galvanischen Gesichtsschwindel typische Drehung erkennen, die von der Stromrichtung abhängig ist. Das Nachbild dreht sich in dem entgegengesetzten Sinne und zeigt außerdem die Tendenz, aus der Medianlinie seitwärts nach der Anodenseite zu wandern. Diese seitliche Wanderung ist an dem für sich allein beobachteten Nachbild noch stärker ausgeprägt, und tritt schon bei schwächeren Strömen und zeitlich früher auf als die Drehung des Nachbildes [Fruböse[2])].

v. Kries fand als Ursache für die Änderung der Vertikalempfindung eine geringe Raddrehung der Augen, wie auch Gertz (zitiert auf S. 964) bestätigen konnte. Brünings (zitiert auf S. 923) hingegen fand bei Galvanisation keine Veränderung der optischen Vertikalen.

Es tritt auch eine Scheinbewegung des eigenen Körpers ein, die Hitzig anfangs nach der entgegengesetzten Seite wie die Drehung der Umgebung beschrieb. Bechterew, Kny[3]) u. a. sahen sie hingegen stets oder unter besonderen Bedingungen in der gleichen Richtung. Später beobachtete auch Hitzig solche Drehungen.

Fruböse sah den Schwindel im Liegen bei höheren Stromstärken auftreten als im Stehen.

2. Galvanischer Nystagmus.

Schon vor dem Auftreten des Schwindels kann man Augenzuckungen beobachten in Form eines Nystagmus (Hitzig).

Der galvanische Nystagmus ist meist horizontal rotatorisch oder rein rotatorisch und schlägt, besonders bei Blick in der Richtung der raschen Komponente, gegen die Kathode, also in der Richtung des Stromes (Bárány und Wittmaack, zitiert auf S. 909).

Molinié sah bei schwachen Strömen (0,1 MA) unter Anwendung seiner Gehörknöchelchenpinzette die Nystagmuszuckungen bei einsteigendem Strom kontralateral und nur leicht rotatorisch, bei aussteigendem Strom (Kathode) hingegen homolateral mit sehr deutlicher rotatorischer Komponente.

Kny fand bei starken Konvergenzbewegungen der Bulbi den Nystagmus rein horizontal, während er bei Blick in die Ferne horizontal rotatorisch war.

Stromöffnung löst nach den Angaben der meisten Autoren entgegengesetzt gerichteten Nystagmus aus. Molinié hingegen sah nach Stromunterbrechung die Reaktion sofort aufhören.

[1]) Brünings: Über neue Gesichtspunkte in der Diagnostik des Bogengangsapparates. Dtsch. otol. Ges. 1910.

[2]) Fruböse: Zur Analyse des galvanischen Schwindels. Zeitschr. f. Biol. Bd. 76, S. 266. 1922.

[3]) Siehe Hitzig, Ewald u. Wollenberg: zitiert auf S. 979.

Im Bereiche der Reizschwelle beobachtete GERTZ[1]) nur eine einzige während der Dauer der Durchströmung anhaltende Deviation der Augen.

Gelegentlich beobachtete MACKENZIE[2]) nach Stromöffnung einen Nachnystagmus, der dem primären Nystagmus bald gleichgerichtet, bald entgegengesetzt gerichtet war.

Im allgemeinen — die Angaben der einzelnen Autoren schwanken — tritt Nystagmus bei einer Stromstärke von 2 MA auf, wenn man bipolar reizt, bei 10 MA, wenn unipolar gereizt wird. BRUNNER[3]) gibt neuerdings 2—5 und 15—20 MA an. GERTZ hingegen sah schon bei Strömen von 1 MA und darunter mit dem Augenspiegel Bewegungen des Bulbus. Wie sehr das Auftreten der Augenzuckungen von der Fixation abhängig ist, konnte DE BUYS[4]) feststellen:

Beim Aufsetzen seines Nystagmographen auf die geschlossenen Augen sah er Nystagmus bei 3 MA, während bei offenen Augen auch bei 10 MA keine Augenbewegungen zu sehen waren. Ließ er ein Auge öffnen, so hörte der von dem anderen geschlossenen Auge geschriebene Nystagmus bei 3 MA sofort auf.

Bei höheren Stromstärken wird der Nystagmus frequenter.

Bei höheren Stromstärken wird der Nystagmus frequenter.

Der galvanische Nystagmus ist unabhängig von der Kopfstellung in bezug auf seine Richtung. Doch konnten wir[5]) deutlich eine Beeinflussung der Stärke durch Vor- und Rückwärtsbeugen des Kopfes beobachten.

Wir sahen sowohl bei Anwendung der Anode wie der Kathode beim Zurückbeugen des Kopfes den Nystagmus deutlicher werden, während Beugen auf die Brust denselben hemmte. In Analogie zu der gleichen Beobachtung beim Drehnystagmus fassen wir diese Beeinflussung als Halsreflexwirkung auf.

Der galvanische Nystagmus tritt auch beim Menschen nach Labyrinthausräumung auf (NEUMANN, MANN, RUTTIN u. a.). Systematische Untersuchungen von MACKENZIE[6]) bestätigen die gelegentlichen klinischen Beobachtungen.

MACKENZIE fand nach einseitiger Labyrinthausschaltung auf der labyrinthlosen Seite den Anodennystagmus eher auftreten als auf der gesunden Seite, der zur kranken Seite gerichtete Kathodennystagmus war verringert. Auf der gesunden Seite trat Kathodenwirkung schon bei geringeren Stromstärken hervor als Anodennystagmus. Diese Angaben wurden jedoch von BRÜNINGS (zitiert auf S. 980) nicht bestätigt.

Vor dem Nystagmus tritt Raddrehung der Augen in der Richtung der Anode auf, wie STRUYKEN[7]) mit Hilfe eines neuen Apparates zur Feststellung der Raddrehung beobachten konnte.

3. Galvanische Körperreaktionen.

FISCHER und WODAK (zitiert auf S. 937) konnten in gleicher Weise wie bei kalorischer und Drehreizung auch bei galvanischer Querdurchströmung des Kopfes, die ausführlich geschilderten (vgl. S. 937ff.) Kopf-, Körper- und Extremitätenreflexe beobachten, und zwar in dem Sinne, daß die Anode der Kaltspülung entsprach und umgekehrt.

[1]) GERTZ: Zur Kenntnis der Labyrinthfunktion. Acta oto-laryngol. Bd. 1, S. 215. 1918.

[2]) MACKENZIE: Klinische Studien über die Funktionsprüfung des Labyrinthes mittels des galvanischen Stromes. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 77, S. 78. 1908 u. Bd. 78, S. 1. 1909.

[3]) BRUNNER: Symptomatologie, in Handb. d. Neurol. d. Ohres von ALEXANDER-Marburg. Berlin u. Wien 1924.

[4]) DE BUYS: Beitrag zum Studium des galvanischen Nystagmus mit Hilfe des Nystagmographen. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 43, S. 801. 1909.

[5]) GRAHE: Über Halsreflexe und Vestibularreaktion beim Menschen. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 3, S. 550. 1922 (Kongreßbericht).

[6]) MACKENZIE: Klinische Studien über die Funktionsprüfung des Labyrinths mittels des galvanischen Stromes. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 77, S. 78. 1908 u. Bd. 78, S. 1. 1909.

[7]) STRUYKEN: Die Raddrehung des Auges. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 12 (Kongreßber.), S. 627. 1925.

Einzelheiten dieses Reflexkomplexes waren ebenso wie bei den anderen Labyrinthreizungen schon früher bekannt, besonders die Fallreaktion.

a) *Die Fallreaktion.*

Diese wurde zuerst von Brenner 1868 beobachtet, dann von Hitzig, Kny[1]) Pollak u. a. systematisch untersucht.

Neuere Prüfungen stammen von Junger (zitiert auf S. 979).

Man hat, um die Fallreaktion empfindlicher zu gestalten, den Patienten auf einem Bein stehen lassen unter Beugung des anderen im Kniegelenk und Berührung einer Stuhllehne mit dem Zeigefinger der gleichnamigen Hand (Dryenfurth). Mann[2]) läßt die Versuchsperson einen Fuß vor den anderen stellen. Junger läßt, wenn die Versuchsperson in der Mannschen Stellung spontan fallen, die Ferse des einen Fußes neben die Spitze des anderen stellen.

Die Fallreaktion tritt bei geschlossenen Füßen, im Gegensatz zum Stehen mit gespreitzten Beinen (ebenso beim Sitzen, Kny) nicht nur deshalb bei schwächerer Stromstärke ein, weil die Unterstützungsfläche geringer ist, sondern auch weil die Empfindungen von der Stellung der einzelnen Körperteile bei gespreizten Beinen in stärkerem Maße den durch die galvanische Reizung ausgelösten Empfindungen entgegenwirken (Fruböse).

Bei Herabsetzung der Hautsinnesempfindung (Stellen der Füße in Eiswasser) sah Fruböse bei schwächeren Strömen Fallreaktion auftreten, bei Verstärkung der Hautsensibilität (Ausziehen der Schuhe) umgekehrt bei stärkeren Strömen. Gesichtsempfindungen schienen keinen wesentlichen Einfluß auszuüben, da die Fallreaktion bei offenen und geschlossenen Augen unverändert eintrat.

Die Versuchsperson fällt mit seltenen Ausnahmen nach der Seite der Anode, wobei nach den Angaben von Hitzig manche Personen sich direkt nach der Anode hingezogen fühlen, andere hingegen das Gefühl haben, nach der Kathode geneigt zu stehen und sich nach der Anode herüberwerfen. Neigung nach der Kathode empfand auch Breuer bei seiner schon erwähnten Applikation der Elektroden an den Warzenfortsatz und in die Tubenöffnung. Auch Ewald (zitiert auf S. 979) bestätigt das Gefühl des Umsinkens nach der Kathode und die wirkliche Neigung nach der Anode, lehnt aber eine Abhängigkeit beider voneinander ab. Die letztere Ansicht vertritt auch Kny. Während dieser die Reaktionsbewegung durch Fixieren des Kopfes auszuschalten suchte, um reine Empfindungsreaktion zu bekommen, analysierte Fruböse diese Frage durch Durchströmung im Liegen. Er fand, daß im Momente der Schließung des Stromes eine kurze ruckartige Bewegung nach der Kathode hin geschieht, bei Öffnung (bei etwas stärkeren Strömen) umgekehrt eine solche nach der Anode. Erst einige Sekunden nach Beginn der Durchströmung tritt im Liegen die Empfindung einer Drehbewegung nach der Kathode ein, die $^1/_2$–1 Minute anhalten kann. Es trat aber die Fallreaktion beim Stehen bei schwächeren Stromstärken auf als die Drehempfindung im Liegen. Daraus folgert Fruböse eine Unabhängigkeit der Fallreaktion von der Drehempfindung.

Bourdon[3]) nimmt eine direkte Muskelerschlaffung der Seite der Kathode an, die wir durch Muskelkontraktion der anderen Seite auszugleichen suchen, so daß Fallbewegung auftritt. Primäre Änderung des Muskeltonus nimmt auch Gertz[4]) an.

[1]) Kny: Untersuchungen über den galvanischen Schwindel. Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. Bd. 18, S. 637. 1887.

[2]) Mann: Über die galvanische Vestibularreaktion. Neurol. Zentralbl. 1912. S. 1356.

[3]) Bourdon: La perception de la verticalité de la tête et du corps. Rev. philos. Bd. 57, S. 462. 1904. Ref. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 42, S. 226. 1906.

[4]) Gertz: Zur Kenntnis der Labyrinthfunktion. Acta oto-laryngol. Bd. 1, S. 215. 1918.

Rhese[1]) fand bei Stromdauer Fall in der Richtung der langsamen Komponente des Nystagmus in 57%, in Richtung der raschen Komponente in 29%, nach hinten hin 14%. Bei Stromöffnung Fall in Richtung der raschen Komponente in 75%, in Richtung der langsamen in 15%, nach vorn und hinten in je 2%, Angaben, die Junger nicht bestätigen konnte.

Bárány fand bei Änderung der Kopfstellung entsprechende Änderung der Fallrichtung, d. h. z. B. Fall nach links bei Applikation der Anode am linken Ohr und geradegestelltem Kopfe, Fall nach vorn bei Drehung des Kopfes nach rechts, nach hinten bei Drehung nach links. Doch sah Junger diese Abhängigkeit der Fallrichtung von der Kopfstellung nicht. Vielmehr beobachtete er bei Kopfdrehungen verschiedentlich eine Hemmung der Falltendenz.

Auch die für die Fallreaktion erforderlichen Stromstärken werden von den verschiedenen Autoren verschieden stark angegeben. Junger beobachtete Fall nach der Anode bei 0,5—1 MA.

Gertz (zitiert auf S. 981) fand bei 1,5—2,5 MA die Latenzzeit der Körperschwankung etwa 0,1 -0,15 Sek., dagegen die Latenzzeit des galvanischen Schwindels in einem Falle 0,4 Sek. Daraus folgert er, daß keine kausale Abhängigkeit der Körperreaktion von dem subjektiven Schwindelgefühl bestehen kann.

Eine Gegenreaktion nach der primären Reaktionsbewegung haben Babinski und Weill[2]) beschrieben.

b) *Reaktionsbewegungen der Arme.*

Auch das Vorbeizeigen bei galvanischer Reizung nach der Seite der Anode hat Mann regelmäßig beobachtet. Junger hingegen sah Vorbeizeigen nur selten auftreten. Dieses war stets mit schiefer Körperhaltung verbunden und verschwand häufig, wenn die Körperhaltung korrigiert wurde. Die Beobachtungen von Fischer und Wodak zeigen aber, daß der Körperreflex die Armreflexe wohl unterstützt, daß diese aber auch bei fixiertem Körper auftreten. Erben[3]) beschreibt bei Haltung der Arme in extremer Abductionsstellung Absinken des Anodenarmes, Medianbewegung des anderen Armes, eine Reaktion, die sich im wesentlichen mit den Beobachtungen Wodak und Fischers[4]) deckt. Durch Stellungsänderung der Arme treten Änderungen in den Bewegungen ein (Erben).

Fischer und Wodak konnten auch die Arm-Tonus-Reaktion bei galvanischer Reizung beobachten: Absinken des Armes der Anodenseite. Auch diese ATR. sah Junger nicht regelmäßig auftreten.

Über die Wirkungsart des galvanischen Stromes sind die Ansichten noch nicht einheitlich. Breuer (1890) sprach die Ansicht aus, daß die galvanische Reaktion von den Nervenendstellen des Utriculus und Sacculus ausgelöst wird. Ewald nimmt an, daß der einsteigende Strom die labyrinthäre Erregbarkeit herabsetzt oder aufhebt, der aussteigende sie vermehrt. In ähnlicher Weise nimmt Bárány eine Hemmung des labyrinthären Eigenreizes durch die Anode an, die im Nervenstamm einen Anelektrotonus hervorbringe, während umgekehrt die Kathode den Eigentonus steigere. Bei diesen Hypothesen bleibt aber ungeklärt, wie die Anode bei labyrinthlosen Fällen, wo der Eigentonus fehlt, Nystagmus erregen kann (Brünings). Brunner (vgl. Junger) vermochte ebenfalls zu zeigen, daß sowohl Anode wie Kathode am Labyrinth angreifen: Setzt man beide Labyrinthe zu gleicher Zeit unter Anodenwirkung, indem man eine geteilte Anode an beide Ohren legt, dann tritt bei kalorischer Kaltspülung der entsprechende Nystagmus eher auf und hält länger an als bei Heißspülung; umgekehrt wirkt bei beiderseitiger Kathodenwirkung Heißspülung intensiv, Kaltspülung schwach.

[1]) Rhese: Die Entstehung und klinische Bedeutung der vestibulären Fallbewegung. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 73, S. 94. 1916.

[2]) Babinski u. Weill: Mouvements réactionels d'origine vestibulaire etc. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences II, Bd. 75, S. 98. 1913.

[3]) Erben: Statische Störungen bei Vestibularisreizungen. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 59, S. 419 u. 723. 1925.

[4]) Wodak u. Fischer: Bemerkungen zu S. Erbens Arbeit usw. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 59, S. 843. 1925.

Brünings erklärt die galvanische Reaktion durch Kataphorese, die eine Endolymphströmung oder Cupulabewegung hervorrufe. Gegen eine direkte Wirkung auf den Nerven führt er vor allem an, daß das bei der Nervenreizung gültige Pflügersche Gesetz bei der Vestibularreizung nicht zutreffe, da hier nicht die Stromschwankung, sondern nur die galvanische Dauerdurchströmung erregend wirke. Auch die Umkehr der Richtung des galvanischen Nystagmus bei Stromwendung scheint ihm nur durch diese Theorie erklärbar. Gegen die Nichtgültigkeit des Pflügerschen Gesetzes hat hingegen Brunner eingewendet, daß es sich beim Vestibularis um einen sensiblen Nerv handle, nicht aber um einen gemischten Nerven, für den bisher allein das Pflügersche Gesetz gelte (vgl. folgendes Kapitel). Auch sprechen Untersuchungen von Marx[1]) und Uffenorde[2]) gegen die Kataphoresetheorie.

Mechanische Reizung.

Auch beim Menschen sind verschiedentlich Beobachtungen gemacht über Auftreten von labyrinthären Reizerscheinungen bei mechanischer Reizung des Labyrinths. In allen Fällen aber handelte es sich um Fälle mit peripheren oder zentralen Veränderungen. Beim Normalen ist es nicht möglich, durch Kompression der Luft des Gehörgangs Nystagmus hervorzurufen.

Schlußbemerkung.

Der Bogengangs- und Statolithenapparat stellt also auch beim Menschen ein Organ dar, das auf die verschiedensten Reize mit spezifischen Gleichgewichtsempfindungen und Muskelinnervationen reagiert.

Diese dienen bei gewöhnlicher Reizstärke zur Erhaltung der Statik: Die Augenbewegungen halten das Gesichtsfeld konstant, die Muskelreaktionen des übrigen Körpers suchen den Körper in der alten Lage zu halten. Wenn allerdings starke Reize einwirken, dann vermögen die Reaktionen das Gleichgewicht nicht zu erhalten, sondern bewirken Umfallen des Körpers.

Die Untersuchung der Drehempfindungen während und nach der Drehung zeigt, daß es sich bei dem Vestibularapparat, wenigstens was die Bogengänge anlangt, um ein spezifisches Sinnesorgan für Drehbewegungen handelt, um den „statischen Sinn" (Breuer), nicht nur um ein Reflexorgan. Wenn es uns bisher nicht gelingt, diesen Beweis beim Menschen auch für die Progressivbewegungs- und Lageempfindungen zu führen, so liegt das, abgesehen von dem immer wieder betonten Ineinandergreifen der vestibularen, optischen und sensiblen Reaktionen, daran, daß wir nicht imstande sind, die Funktion der Vestibularorgane willkürlich auszuschalten, wie wir das z. B. beim Gesicht und Gehör vermögen. Infolgedessen können wir im allgemeinen die Gleichgewichtsempfindungen nicht lokalisieren: So erklärt es sich, weshalb der Sitz des statischen Organes erst so spät erkannt wurde (Ewald). Darauf ist zurückzuführen, daß wir die Drehempfindungen und -reaktionen und ihren Zusammenhang mit den Bogengängen wohl erkennen können, weil wir den Körper willkürlich in Drehbewegung und in Ruhe zu setzen vermögen, daß unsere Kenntnisse über Progressivbewegungs- und Lagereaktionen aber noch äußerst gering sind, weil wir die Schwerkraft (Lage) und Erddrehung (Progressivbewegung) niemals vollständig ausschalten können.

[1]) Marx: Über den galvanischen Nystagmus. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 63, S. 201. 1911.

[2]) Uffenorde: Experimentelle Prüfung der Erregungsvorgänge im Vestibularapparat usw. Passows Beitr. Bd. 5, S. 331. 1912.

Physikalische Vorgänge im Bogengangsapparat und Statolithenapparat.

Von

Fritz Rohrer und Taneji Masuda.

Zürich und Tokio.

Mit 4 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Mach: Grundlegende Lehren von den Bewegungsempfindungen. Leipzig 1875. — Breuer: Studien über den Vestibularapparat. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Kl. III, Bd. 112. 1903. — Ewald: Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden 1892. — Stein, Stanislaus v.: Die Lehren von den Funktionen der einzelnen Teile des Ohrlabyrinths. Jena: G. Fischer 1894. (Dort ausführlich ältere Literatur.) — Nagel: Theoretisches über die Funktion des Labyrinths. Nagels Handb. d. Physiol. Bd. III, S. 790. 1905. — Bárány, R. u. K. Wittmaak: Funktionelle Prüfung des Vestibularapparates. Verhandl. d. dtsch. otol. Ges. 1911. — Rothfeld, J.: Die Physiologie des Bogengangsapparates. Verhandl. d. Ges. dtsch. Naturforsch. u. Ärzte 1913, S. 269. — Magnus, R. u. A. de Kleyn: Experimentelle Physiologie des Vestibularapparates, in Handb. d. Neurol. d. Ohres Bd. I, 1, S. 465. Urban & Schwarzenberg 1923. — Magnus, R.: Körperstellung. Berlin: Julius Springer 1924.

I. Einleitung.

Die nachstehenden Ausführungen über die *physikalischen Verhältnisse des Bogengangsapparates* gehen aus von der Mach-Breuerschen Auffassung: Die Erregung des Sinnesepithels der Crista ampullaris kommt durch eine Cupulaverlagerung zustande, welche durch einen Bewegungsimpuls der Endolymphe bedingt ist[1]).

Endolymphbewegung kann verschiedene Ursachen besitzen:

1. *Rotatorischer Trägheitsstoß* durch die Winkelbeschleunigung bzw. Verzögerung im Beginn und beim Anhalten einer Drehung in der Bogengangsebene.

2. *Thermische Konvektionsströmung* bei Temperaturunterschieden an verschiedenen Stellen eines Bogenganges, dessen Ebene in der Schwererichtung liegt.

3. *Kompression oder Erweiterung des häutigen Bogenganges*, wie sie am eröffneten Bogengang bei dem Ewaldschen Versuch mit dem pneumatischen Hammer vorliegt, ferner bei der klinischen Prüfung auf Bogengangsfisteln.

---

[1]) Mach nimmt noch an, daß der Strömungsstoß der Flüssigkeit direkt als Druck das Sinnesepithel reize (Grundl. Lehren von der Bewegungsempfindung, S. 116). Erst in der zweiten Mitteilung von Breuer wird die Bedeutung der Cupulabewegung hervorgehoben (1875: siehe Ladislaus v. Stein: Zitiert S. 490 u. Fußnote S. 176).

Zu 3.: Es könnte eventuell bei *Progressivbewegungen* durch Flüssigkeitsverschiebungen im Perilymphraum und Endolymphe ein ähnlicher Mechanismus zustande kommen [A. de Kleyn u. R. Magnus[1])]: Auslösung von Progressivbewegungsreaktionen von den Ampullen aus bei abgeschleuderten Vorhofsotolithen. [Es kann aber bei abgeschleuderten Otolithen eventuell durch den Trägheitsstoß der Vorhofsendolymphe eine direkte Reizung des Maculaepithels stattfinden, und das Erhaltenbleiben von Progressivbewegungsreaktionen ist nicht auf die Bogengangssinnesorgane zu beziehen (S. 993).]

Auch Reizung des Ampullensinnesapparates durch vasomotorische Vorgänge könnte auf einem derartigen Mechanismus beruhen.

Im *Gegensatz* zur *Mach-Breuerschen Theorie* ist auch die Auffassung vertreten worden, daß *nicht Strömung, sondern Druckänderung* in der Endolymphe [z. B. *Fliehkraftwirkung*, Biehl[2]), Schwerdtfeger[3])] erregend auf das Cristaepithel wirke. Ferner wird die Ansicht vertreten, daß die Cupula ein von der Endolymphe etwas verschiedenes spezifisches Gewicht besitze und daher neben den Endolymphströmungen auch Zentrifugalkräfte auf die Cupula verlagernd wirken können[4]). Diese Ansichten sind nach experimentellen Befunden Masudas[5]) nicht zutreffend. *Bei wachsendem Drehradius ist keine Steigerung der ampullär ausgelösten Reflexerscheinungen vorhanden. Fliehkraftwirkungen kommen daher als Reizmoment nicht in Frage.*

Es ist zu berücksichtigen, daß für die reflektorischen Erscheinungen, welche vom ampullären Sinnesorgan ausgelöst werden, nicht nur der mechanische Vorgang (Cupulabewegung) von Einfluß ist, sondern auch der *Zustand des reizperzipierenden Sinnesepithels* (Erregbarkeit), ferner der *Zustand der zentralen sensorischen und effektorischen Apparate*, z. B. Einfluß der Bulbusstellung auf den Drehnystagmus. Die Erregbarkeit des Sinnesepithels und der zentralen Apparate ist pharmakologisch veränderlich. Die mechanischen Vorgänge in der Endolymphe, welche durch die Cupulaverlagerung als Reiz wirken, können daneben auch die Erregbarkeit des Cristaepithels beeinflussen. Mechanische Verhältnisse, welche für die Cupulabewegung außer Betracht fallen, z. B. Fliehkraftwirkung, besitzen eventuell auf diesem Wege indirekt einen Einfluß auf den Ablauf von ampullär ausgelösten Reflexvorgängen, und zwar scheint die *leichte Herabsetzung der Reflexvorgänge bei wachsendem Drehradius* auf eine *die Erregbarkeit dämpfende Wirkung der Fliehkraft* hinzuweisen.

Ferner scheint auch das *statische Druckniveau* die Erregbarkeit zu beeinflussen. Nach Rejtö[6]) setzt Druckverminderung im Labyrinth die Reizbarkeit herab, gesteigerter Druck erhöht sie.

Reizung des Bogengangssinnesorganes führt zu *subjektiven Erscheinungen* (Drehschwindel, Scheinbewegungen) und *objektiven reflektorischen Vorgängen* (Augennystagmus, Kopfnystagmus). Bei *Unterschieden des Reizvorganges* (z. B. bei Drehreizung: Verschiedenheiten der Drehgeschwindigkeit und Drehzeit) besitzen die *Reaktionserscheinungen Unterschiede* (z. B. der Nachnystagmus beim Anhalten der Drehung dauert je nachdem verschieden lange, besitzt ferner je nachdem verschiedene Schlagzahl und Schnelligkeit der Schläge). Es bestehen Meinungsverschiedenheiten darüber, ob die *Dauer der Reaktionserscheinungen* auf ein *Andauern des Reizes im peripheren Sinnesorgan*, also auf den *Verlauf des mechanischen Vorganges*, oder auf ein *Nachdauern der Erregung im Sinnesepithel oder einem zentralen Apparat* zu beziehen ist.

Die Untersuchung des physikalischen Vorganges im Bogengangsapparat hat sich zunächst mit den *einzelnen Phasen des Vorganges* (*Endolymphströmung*,

[1]) Kleyn, A. de u. R. Magnus: Labyrinthreflexe auf Progressivbewegungen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 186, S. 58. 1921.

[2]) Biehl: Die auswirkenden Kräfte im Vestibularapparat. 1919.

[3]) Schwerdtfeger: Arch. f. Ohrenheilk. 1922, S. 215. Krit. Besprechung durch Charonsek: Verhandl. d. Ges. dtsch. Hals-, Nasen- u. Ohrenärzte 1923, S. 219.

[4]) Bárány: Verhandl. d. dtsch. otol. Ges. 1911, S. 42; ferner M. Maier u. H. Lion: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 187, S. 71. 1921.

[5]) Masuda: Beitrag zur Physiologie des Drehnystagmus. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 197, S. 49. 1922.

[6]) Rejtö, Alex.: Tierversuche zum Studium der Druckänderungen im Labyrinth. Verhandl. d. Ges. dtsch. Hals-, Nasen- u. Ohrenärzte 1921, S. 457.

Cupulabewegung) zu befassen, sie hat ferner ihr *Zusammenwirken* zu untersuchen und festzustellen, *ob die Unterschiede der Reaktionsvorgänge bei verschiedenen Reizbedingungen auf Verschiedenheiten des peripheren mechanischen Vorganges zurückführbar sind.*

II. Die Einzelbedingungen des mechanischen Vorganges im Bogengang.

a) Physikalische Eigenschaften der Bogengangsflüssigkeit.

Der *Brechungsindex* der Labyrinthflüssigkeit ist nach Szász[1]) im Durchschnitt von 17 Bestimmungen $n = 1{,}33515$ (Gewinnung mittels Punktion der Fenestra rotunda am lebenden Hund, Messung mit *Eintauchrefraktometer von Zeiss* bei 17,5°). Der Wert liegt im Größenbereich des Brechungsindex des *Liquor cerebrospinalis*[1]), des *eiweißfreien Blutserums*[2]) und der *Augenvorderkammerflüssigkeit*[2]), ist aber etwas niedriger als diese.

Nach diesem Befund ist zu schließen, daß die *strömungsmechanisch wichtigen physikalischen Eigenschaften* der Bogengangslymphe — *spezifisches Gewicht* und *Viscosität* — wie bei jenen anderen Flüssigkeiten *nahe denjenigen des Wassers* liegen. Für eiweißfreies Serum beträgt die Viscosität relativ zu Wasser 1,015[3]), für Humor aqueus das spezifische Gewicht 1,005—1,01[4]).

b) Physikalische Verhältnisse der Endolymphströmung.

1. Thermische Strömung.

Maier und Lion[5]) gelangen nach experimentellen Untersuchungen an *Modellen*, an *Bogengängen* von toten *Tauben* und *Fischen* (Kabeljau) und an einer lebenden Taube (Beobachtung der Bewegung suspendierter Blutkörperchen in hpysiologischer Kochsalzlösung bzw. corpusculärer Elemente in der Endolymphe) zu folgenden Ergebnissen:

Thermische Strömung ist schon durch ganz *geringe Temperaturgefälle* (0,5°) zu erzielen.

Die Strömung ist *in der Achse der Strombahn rascher* als am Rand.

Die Strömung beginnt nach einer *Latenzzeit*, steigt vom Nullpunkt bis zu einem Maximum allmählich an, um dann langsamer asymptotisch abzusinken (Abb. 222).

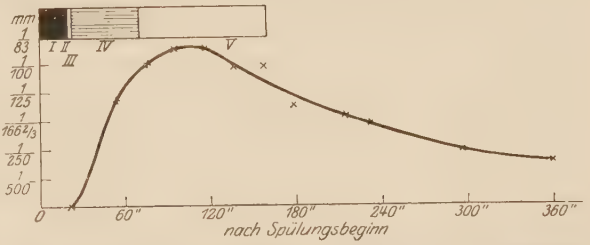


Abb. 222[6]). Strömungsgeschwindigkeit der Endolymphe bei kalorischer Reizung. I. Zone der Latenzzeit (0—20″). II. Zone der unregelmäßigen Zuckungen (20—23″). III. Zone der langsamen Komponente (23—24″). IV. Zone der regelmäßigen rhythmischen Zuckung (24—70″). V. Zone des Nystagmusabklingens (70—160″).

Die *Latenzzeit* ist nicht abhängig von der Spülungsdauer und vom Temperaturgefälle. Sie ist um so kleiner, je größer der Bogengangsquerschnitt ist, um so länger, je bedeutender das Wärmeleitungshindernis ist. Die Latenzzeit ist am kleinsten bei senkrecht stehendem Bogengang, sie wächst mit zunehmender Neigung zur Horizontalen, bis zu unendlich großem Grenzwert.

[1]) Szász, T.: Beiträge zur Labyrinthliquorfrage. Verhandl. d. Ges. dtsch. Hals-, Nasen- u. Ohrenärzte 1923, S. 256.
[2]) Rohrer: Schweiz. med. Wochenschr. 1922, Nr. 22.
[3]) Rohrer: Dtsch. Arch. f. klin. Med. Bd. 121, S. 225. 1916.
[4]) Vierordt: Anat. Daten. 3. Aufl. S. 165. 1906.
[5]) Maier, M. u. H. Lion: Experimenteller Nachweis der Endolymphbewegung. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 187, S. 47. 1921.
[6]) Ebenda Abb. 3, S. 67.

Der erreichte Höchstwert der *Strömungsgeschwindigkeit* ist unabhängig von der Spülungsdauer (gilt wohl nicht für kurze Spülungszeiten). Sie wächst mit der Größe des Temperaturgefälles und dem Bogengangsquerschnitt. Vermehrung des Wärmeleitungshindernisses und Neigung der Bogengangsebene zur Horizontalen vermindert die Geschwindigkeit.

Die *Strömungsdauer* zeigt dieselben Abhängigkeiten von Temperaturgefälle, Bogengangsquerschnitt und Lage wie die Strömungsgeschwindigkeit; dagegen wirkt das Wärmeleitungshindernis hier verlängernd und wächst die Strömungszeit mit der Spülungsdauer.

Eine *mathematische Formulierung* der Abhängigkeit des Strömungsverlaufes von den Bedingungen ist noch nicht versucht. Es dürfte dabei auch die Länge der Bogengangsstrecke, welche eine Temperaturänderung erfährt, nicht zu vernachlässigen sein[1]).

2. Rotatorische Trägheitsströmung.

Die Endolymphbewegung im Bogengang beim Beginn und Anhalten einer Drehung in der Bogengangsebene wurde von Mach aus mechanischen Gründen erschlossen[2]). An einem Glasmodell von den Dimensionen des Bogenganges ist auch bei rascher Drehung makroskopisch keine Strömung zu beobachten. Es handelt sich also nur um einen *kurzdauernden Strömungsstoß*[3]).

Durch neuere *Untersuchungen an Modellen* [Maier und Lion[4]), Rohrer und Masuda[5]), Schilling und Gaede[6])] besitzen wir eingehendere Kenntnis über den Verlauf des Strömungsvorganges, und es ist möglich, seine *Abhängigkeit von den räumlichen Verhältnissen* der ringförmigen Strombahn (Ringradius, Querschnitt der Strombahn) *und von der Art der Drehung* (Drehgeschwindigkeit, Drehreiz) *theoretisch zu behandeln* (Rohrer, Gaede).

A. Strömungsgesetz.

Die Ableitung des *Strömungsgesetzes für rotatorische Trägheitsströmung in Rohrringen* geht aus von einer Differentialgleichung, in welcher die Abnahme der kinetischen Energie der Flüssigkeitsmasse im Zeitelement und die Strömungsarbeit im Zeitelement, durch innere Reibung in der Flüssigkeit, gleichgesetzt wird. Unsere Ableitung wie diejenige Gaedes macht die *schematisierende Annahme*, die Strömung erfolge als capilläre Schichtströmung nach dem *Poiseulleschen Gesetz*. Die Zulässigkeit dieser Annahme ist durch Vergleichung mit den Beobachtungen an Modellen kontrolliert.

Es wird ein kreisförmiger *Rohrring* vom *Ringradius* R und von der *Rohrquerschnittsfläche* $F = r^2\pi$, welcher mit einer *Flüssigkeit* vom *spezifischen Gewicht* s und *Viscosität* η gefüllt ist, plötzlich mit der *Winkelgeschwindigkeit* ω gedreht bzw. nach längerer Drehung plötzlich angehalten. Beim Drehbeginn oder beim Anhalten besitzt infolge der Massenträgheit die Flüssigkeit auf den ganzen Querschnitt eine *relative Geschwindigkeit zur Wandung* von $v_0 = R\,\omega$. Durch innere Reibung sinkt diese Geschwindigkeit im Laufe der Zeit. Die *mittlere Strömungsgeschwindigkeit* auf dem Querschnitt der Strombahn sei *im Zeitpunkt* t: v_t.

[1]) In einer in Pflügers Archiv demnächst erscheinenden Arbeit von G. Schmaltz, Offenbach a. M., in deren Korrekturbogen der Autor so freundlich war mir Einblick zu geben, wird eine theoretische Behandlung der Vorgänge in Bogengang bei kalorischer Reizung mit Erfolg versucht. (Experimentelle Grundlagen siehe: G. Schmaltz und G. Völger, Über die Temperaturbewegung im Felsenbein bei der kalorischen Reizung des Vestibularapparates). Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 204 S. 708. 1924.

[2]) Mach: Lehre von den Bewegungsempfindungen. S. 8. 1875. (*Satz von der Erhaltung der Flächen.*)

[3]) Mach: Zitiert S. 115 u. 116.

[4]) Maier u. Lion: Experimenteller Nachweis der Endolymphbewegung. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 187, S. 47. 1921.

[5]) Rohrer: Zur Theorie der Drehreizung des Bogengangsapparates. Schweiz. med. Wochenschr. 1922, Nr. 27.

[6]) Schilling u. Gaede: Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 110, S. 1—14. 1922.

Zwischen v_t und v_0 besteht die Beziehung:

$$v_t = v_0 \cdot e^{-\frac{1}{K} \cdot t} \quad (e = \text{Basis der natürl. Logar.}),$$

$$K = \frac{s \cdot F}{8 \cdot \pi \cdot \eta}$$

(für Wasser: $s = 1$, $\eta = 0{,}01$. $K = 4F$; ebenso für Labyrinthflüssigkeit).

Die *Gesamtverschiebung* l der Flüssigkeitsmasse ist:

$$l = \int_{t=0}^{t=\infty} v \cdot dt = K \cdot v_0 = \frac{s \cdot F}{8 \cdot \pi \cdot \eta} \cdot v_0 = \frac{s \cdot F \cdot R}{8 \cdot \pi \cdot \eta} \cdot \omega \,^{1}).$$

Die Verschiebung der Flüssigkeit im Verlauf der Drehung bezüglich nach dem Anhalten der Drehung ist proportional der Drehgeschwindigkeit ($l = K \cdot v_0$).

Die Beobachtung der Strömung an Rohrmodellen zeigt, daß die Strömungsgeschwindigkeit beim Anhalten nach längerer Drehung *im ersten Moment auf dem ganzen Querschnitt gleich* ist. Die Randschichten bleiben dann zurück, und es bildet sich ein immer schmäler werdender Axialstrom, welcher allmählich erlischt. Die Geschwindigkeitsverteilung über den Querschnitt ist also *nicht wie bei der Poiseulleschen Strömung eine parabolische*, sondern entspricht einer *Kurve mit einem axialen Plateau*, dessen Schenkel gegen die Rohrperipherie zunächst steiler abfallen, um dann S-förmig mit einer entgegengesetzt gekrümmten flachen Biegung die Wandung zu erreichen, wo die benetzende Randschicht die Geschwindigkeit 0 besitzt. Für die *Geschwindigkeit im Abstand ϱ von der Strömungsachse im Zeitpunkt t* erhält man durch Aufstellung der Differentialgleichung für Trägheitsströmung und deren Auflösung die Formel[2]):

$$v_\varrho = v_0 \cdot e^{\frac{4\eta}{s} \cdot \frac{1}{r^2 - \varrho^2} \cdot t}$$

aus der sich durch Integration für $t = 0$ bis ∞ und $\varrho = 0$ bis r die durchschnittliche *lineare Verschiebung der Flüssigkeit* zu $l = \frac{s \cdot F}{8 \cdot \pi \cdot \eta} \cdot v$ ergibt, also übereinstimmend mit dem unter der Annahme von Poiseuillescher Strömung abgeleiteten Wert.

Die *Diskussion der Formel* ergibt eine den Beobachtungen entsprechende Verteilung der Geschwindigkeit über den Querschnitt, im Zeitpunkt 0 an allen Punkten v_0 (da $e^\circ = 1$), nachher ein Strömungsrelief mit S-förmig gebogenen Schenkeln.

B. Beobachtung an Modellen.

Es wird ein *mit Wasser gefüllter Rohrring* mit gleichmäßiger Geschwindigkeit rotiert. Wenn die Anzahl der Umdrehungen n und die Zeit einer Umdrehung t Sek. ist, beträgt die Drehzeit $t_d : n\,t$ Sek. Da der Ringumfang $2R\pi$ in t Sek. in die gleiche Lage zurückkehrt, ist die Umfangsgeschwindigkeit $v_0 = \frac{2R\pi}{t}$, z. B. beim Ringumfang 60 cm und 4 Drehungen pro Sekunde ist $v_0 = 240$ cm. Die *Strömungsgeschwindigkeit* der Flüssigkeit ist im Laufe der *Drehzeit t_d von v_0 auf v_1* gesunken:

$$v_1 = v_0 \cdot e^{-\frac{1}{4F} \cdot t_d},$$

Beim *Anhalten* erhält die Flüssigkeit eine *entgegengesetzte relative Geschwindigkeit zur Wandung von $-v_0$*. Die mit der *Restgeschwindigkeit* v_1 resultierende *Anhaltsgeschwindigkeit* ist $-v_2 = -v_0 + v_1$.

$$v_2 = v_0 - v_1 = v_0 - v_0 \cdot e^{-\frac{1}{4F} \cdot t_d} = v_0 \left(1 - e^{-\frac{1}{4F} \cdot t_d}\right).$$

---

[1]) Von Gaede ist statt $F : r^2\pi$ eingesetzt, und der Ausdruck wird: $l = \frac{s \cdot r^2}{8 \cdot \eta} \cdot v_0$.

[2]) Die Ableitung dieser Formel scheint noch nicht ganz einwandfrei gesichert und bedarf weiterer Nachprüfung. Rohrer.

Es wird die *Zeit der Nachströmung* t_n bis zu einem *Schwellenwert der Strömungsgeschwindigkeit* v_s beobachtet. Es ist:

$$v_s = v_2 \cdot e^{-\frac{1}{4F} \cdot t_n},$$

also:

$$t_n = 4F \cdot \log \text{nat} \frac{v_2}{v_1} = 4F \cdot \log \frac{v_0 \left(1 - e^{-\frac{1}{4F} \cdot t_d}\right)}{v_s}$$

$$= 4F \left[\log v_0 - \log v_s + \log \left(1 - e^{-\frac{1}{4F} \cdot t_d}\right)\right].$$

Bei makroskopischer Beobachtung liegt die Schwelle der Bewegungsempfindung bei ca $v_s = 0{,}01$ cm/Sek.[1]).

Für einen Rohrring von 10 cm Ringradius und 0,6 cm Durchmesser des Strömungslumens ($F = 0{,}28$ qcm), dessen Wasserfüllung zur Strömungsbeobachtung *Bärlappsamen* suspendiert enthält, wird, bei 4 Drehungen pro Sekunde, nach 20 Drehungen, also Drehzeit 5 Sek., eine Nachströmungszeit von $t_n = 10{,}3$ Sek. gemessen; nach der Formel berechnen sich 11,3 Sek. Für zwei Ringe von gleichem Ringradius, aber Lumendurchmesser 1,11 bzw. 1,96 cm, waren die beobachteten Werte der Nachströmungszeit bei denselben Drehbedingungen 29 bzw. 86 Sek.; nach der Formel 37,4 bzw. 109 Sek. Der Unterschied der Werte erklärt sich aus dem Auftreten von turbulenter Strömung, welche die Strömung rascher dämpft und bei um so kleineren Geschwindigkeiten auftritt, je größer der Rohrdurchmesser ist.

Bei 1 Drehung in 1 Sek. und 5 Drehungen, also ebenfalls Drehzeit 5 Sek., waren für dieselben Ringe die beobachteten Nachströmungszeiten 10,5 bzw. 27,4 bzw. 75,1 Sek.; nach Berechnung 9,7 bzw. 32,2 bzw. 92 Sek. Hier macht sich Turbulenz nur noch beim Modell mit größtem Strömungsquerschnitt geltend.

Wenn die Schwellengeschwindigkeit durch Anwendung einer anderen Beobachtungsmethode sich verschiebt [z. B. Messung der Rückkehrzeit eines durch die Strömung abgelenkten *Strompendels*[2])], werden nach der Formel alle t_n-Werte um dieselben Werte verändert (um die Differenz der Logarithmen der beiden v_s). Bei dem größten der genannten Modelle und 20 Sek. Drehzeit waren für 1 Drehung in 1 Sek. bzw. in 10 Sek. die t_n-Werte bei Beobachtung mit Bärlappsamen: $t_n = 81{,}3$ Sek. bzw. 72,6 Sek., die Differenz also 8,7 Sek. Bei Messung mit einem weniger empfindlichen Strompendel waren die Werte: $t_n = 14{,}5$ Sek. bzw. 6 Sek.; die Differenz also 8,5 Sek.

Die Modellversuche geben ferner, außer dieser Prüfung der theoretischen Ableitungen, Einblick in Verhältnisse, welche für die Anwendung auf den Vorgang im Bogengang von Interesse sind.

a) *Die Nachströmungszeit* t_n ist nach der Formel direkt abhängig vom Bogengangsquerschnitt F, während der Ringradius R nur als Logarithmus in $v_0 = R\omega$ enthalten ist. Änderung von R besitzt daher verhältnismäßig geringen Einfluß auf t_n:

Drei Modelle von gleichem Rohrquerschnitt (Durchmesser = 0,89 cm), wovon das erste kreisförmig mit $R = 5$ cm, das zweite elliptisch oval mit $R = 5$ bzw. 10 cm, das dritte kreisförmig mit $R = 15$ cm, zeigten bei Drehzeit 5 Sek. und 4 Drehungen pro Sekunde wenig verschiedene Nachströmungszeiten: $t_n = 18{,}6$ bzw. 20,2 bzw. 21,1 Sek.

[1]) Sehabstand 20—25 cm. Schwelle der wahrnehmbaren Winkelgeschwindigkeit etwa 1—2 Bogenmin./Sek. (Nagels Handb. d. Physiol. Bd. III, S. 365. 1909.)

[2]) *Rohrring* aus Glas mit zwei diametral gegenüberstehenden, am horizontal liegenden Ring oben befindlichen, runden Öffnungen von etwa 4 mm Durchmesser. Die eine Öffnung dient zur Aufnahme des *Strompendels:* Condomgummimembran mit gefenstertem Leukoplast über der Rohröffnung fixiert. In der Mitte der Gummimembran Schweineborste durchgestochen, bis zur Mitte des Rohrlumens reichend, mit gelöstem Paragummi senkrecht wasserdicht befestigt. Am inneren Ende der Borste dünnes Blechplättchen von etwa 3 mm Durchmesser, dessen Gewicht durch beiderseits angeklebte Korkplättchen ausgeglichen ist, mit Baumwachs angebracht, so daß seine Fläche in der Ebene des Rohrquerschnittes liegt. Da das Gewichtsmoment ausgeschaltet ist, kommt nur die elastische Spannung der Gummimembran bei Ablenkung des Strompendels als zurückführende Kraft in Frage. Das Modell ist empfindlicher als das von Nagel beschriebene: Nagels Handb. d. Physiol. Bd. III, S. 792. 1905. (Siehe ferner Anmerkung auf S. 999.)

Die *Bogengangsform* besitzt also *auf den Strömungsablauf keinen sehr bedeutenden Einfluß* und erklärt sich vielleicht daraus, daß vergleichend anatomisch die Bogenform einige Variabilität aufweist, während andere Merkmale, wie z. B. die Anordnung der Crista an der Außenseite der Ampulle und die Raumverteilung zwischen perilymphatischem und endolymphatischem Kanal, konstant sind.

β) Die Drehachse fällt bei Rotation des Organismus selten mit der Achse eines Bogenganges zusammen, die *Drehung ist also meist eine exzentrische.* Nach theoretischen Überlegungen [GAEDE[1])] ist der Trägheitsströmungseffekt nur abhängig von der Winkelbeschleunigung, dagegen unabhängig vom Abstand zwischen Bogengangsachse und Drehachse. Bei drei Modellen vom Rohrdurchmesser 0,6, 1,11 und 1,96 cm und $R = 10$ cm finden wir *bei Steigerung des Abstandes von der Drehachse* eine *leichte Abnahme der Nachströmungszeiten*, z. B. bei den Abständen 0 cm bzw. 20 cm und Drehzeit 30 Sek., 1 Drehung pro Sekunde, sind für konzentrische Drehung die Nachströmungszeiten: $t_n = 10{,}4$ bzw. 29,5 bzw. 86,4 Sek. Für exzentrische Drehung: $t_n = 9{,}4$ bzw. 27,3 bzw. 83 Sek.

Auch MAIER und LION[2]) finden bei exzentrischer Drehung eine geringe Abnahme der Strömungszeit gegenüber konzentrischer Drehung.

Die gleiche Verminderung der Dauer des Nachvorganges mit wachsendem Drehradius finden wir an einem einfachen mechanischen Modell, wo die rotatorische Trägheit eines kleinen Schwungrades zu einer Nachdrehung beim Anhalten führt[3]).

γ) Die Bogengänge sind keine geschlossenen Ringkanäle von überall gleichem Querschnitt, sondern besitzen im Utriculus und der Ampulle erweiterte Partien, welche eventuell die Strömung beeinflussen. Es sind daher entsprechende Modellversuche von Interesse.

Die *Einschaltung eines kugeligen Hohlraumes* von etwa 7fachem Durchmesser der Strombahn in den Rohrring besitzt nach unseren Modellversuchen keinen Einfluß auf die Nachströmungszeit im Rohrring [gegenteilige Angabe bei SCHILLING[4])]. Auch für exzentrische Drehung mit verschiedener Lage der Kugel zur Drehachse fand sich derselbe Befund. In der Kugel bildet sich eine Wirbelströmung mit gleichem Drehsinn wie die Strömung im Rohrring, dessen Rotation erheblich länger (etwa 9mal) anhält als im Kanal des Ringes. [Es ist nicht wahrscheinlich, daß in der Bogengangsampulle ein solcher überdauernder Wirbel für die Dauer des Reizvorganges Bedeutung besitzt. Eine Verschließung des Bogengangslumens (Plombierung) würde, wenn das der Fall wäre, die Funktion nicht beeinflussen.]

Durch den Wirbel in der Erweiterung wird *der eintretende Flüssigkeitsstrahl* vom Schenkel des Ringes her, aus welchem Zuströmung stattfindet, *der äußeren Wandung entlang abgelenkt.* Vielleicht erklärt sich daraus die Lage des Sinnesorganes an der vom Zentrum des Bogengangsringes entfernten Wandung der Ampulle.

δ) Eine *Neigung der Ringebene zur Drehachse* hat nach MACH[5]) eine Abnahme des rotatorischen Strömungseffektes mit dem Kosinus des Neigungswinkels zur Folge, welche von MAIER und LION[2]) am Modellversuch bestätigt wird. (Die Bezeichnung „Sinusfunktion" dieser Autoren bezieht sich wohl auf den Ergänzungswinkel des Neigungswinkels.)

C. Anwendung auf den Bogengang.

Von GAEDE[6]) ist die *Geltung der oben dargestellten Strömungsformel* auch für ein *Modell von der Größerordnung der Bogengänge* bestätigt worden (Vergleichung der gemessenen und berechneten Werte der Verschiebungsgröße l).

Wenn für den perilymphatischen Kanal ein Durchmesser von 1,5 mm, für den endolymphatischen Kanal von 0,5 mm gerechnet wird, ist nach der Strömungsformel die Anfangsgeschwindigkeit in der Perilymphe nach $^1/_6$ Sek. auf $^1/_{10}$, nach $^1/_3$ Sek. auf $^1/_{100}$; in der Endolymphe nach $^1/_{55}$ Sek. auf $^1/_{10}$, nach $^1/_{27}$ Sek. auf $^1/_{100}$ gesunken. Der *Strömungsablauf in der Endolymphe* ist also tatsächlich *stoßartig in einem kleinen Bruchteil einer Sekunde abklingend.*

[1]) GAEDE: Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 110, S. 7—14. 1922.
[2]) MAIER u. LION: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 187, S. 52. 1921.
[3]) ROHRER: Zur Theorie der Drehreizung des Bogengangsapparates (Abb. 2, Modell 7 u. Abb. 3). Schweiz. med. Wochenschr. 1922, Nr. 27.
[4]) SCHILLING: Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 110, S. 1—6. 1922.
[5]) MACH: Bewegungsempfindungen, S. 19. 1875.
[6]) GAEDE: Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 110, S. 7—14. 1922.

Die *Verschiebungsstrecke l* der Flüssigkeit berechnet sich nach der Formel (S. 989) und einem Durchmesser des Bogengangsringes von 7 mm zu (Tab. 1):

Tabelle 1.

1 Drehung in Sek.:	4 Sek.	1 Sek.	$^1/_4$ Sek.
l perilymphat. mm	0,39	1,55	6,2
l endolymphat. mm	0,043	0,173	0,69
l in Ampulle mm	0,004	0,017	0,069

Die Perilymphverschiebungen sind im Bogengangsapparat durch die häutige Ampulle verhindert. Die Endolymphverschiebung erleidet durch die Querschnittsvergrößerung in der Ampulle eine Abschwächung auf etwa $^1/_{10}$ der Größe im häutigen Bogengang. Die ampulläre Erweiterung hat für den Sinnesapparat die Bedeutung einer Schutzvorrichtung vor zu intensiver mechanischer Beanspruchung [Breuer, Schilling[1])].

Maier und Lion[2]) haben am Canalis interior der Taube bei 5—10 Umdrehungen stoßartige Nachströmung von $^1/_{12}$—$^1/_{20}$ mm gemessen. Die im Vergleich mit der Berechnung niedrigen Werte erklären sich vielleicht als Messung der langsameren Randströmung, ferner aus dem engeren Lumen der Taubenbogengänge[3]): 0,04 qmm. (Die berechneten Werte der Endolymphverschiebung wären hier etwa $^1/_5$ der in der Tabelle enthaltenen.)

Der *Strömungsstoß in der Ampulle* führt nach Breuer zu einer *Verlagerung der auf der Crista liegenden Cupula* und dadurch zu einer Reizung des Sinnesepithels.

Der *Trägheitsstoß im Perilymphkanal*, welcher sich nicht als Strömung erschöpfen kann, bedingt möglicherweise elastische Deformationen an der den Kanal schließenden häutigen Ampullenwand.

Da die räumliche Anordnung von Endolymph- und Perilymphkanal im Bogengang individuell und vergleichend anatomisch solche Konstanz der Ausbildung zeigt, ist es wahrscheinlich, daß sie funktionell nicht bedeutungslos ist. Es könnte eventuell *Kompressionswirkung* auf den häutigen Bogengang beim *Stoß gegen das blinde ampulläre Ende* des Perilymphkanals bzw. *diastolische Saugwirkung* bei *Stoß gegen das freie vestibuläre Ende* in Frage kommen[4]) und ein länger andauernder *langsamer Ausgleich dieser Deformationen* sich anschließen, welcher auf den mechanischen Vorgang in der Ampulle eventuell Einfluß besitzt. (Die längere Dauer der Reaktionserscheinungen bei ampullopetalem Stoß könnte z. B. durch eine Verengerung der Ampulle und stärkere Dämpfung der Cupularückbewegung bedingt sein. Nach einem Bild aus einem photographischen Atlas einer Schnittserie durch das menschliche Labyrinth, welchen uns Prof. Siebenmann freundlichst zur Verfügung stellte, ist der Abstand der häutigen Ampulla lateralis von der inneren knöchernen Ampullenwand doch so, daß eine Beweglichkeit, besonders in dem Abschnitt, welcher dem perilymphatischen Bogengangskanal zuliegt, möglich scheint.)

Für den elastischen Ausgleich solcher Deformationen der häutigen Ampullen- und Bogengangswandung würde das bindegewebige Balkenwerk, welches sie mit der knöchernen Wand verbindet, mit in Frage kommen. Eine Volumenänderung der Ampulle und des häutigen Bogenganges würde eine Flüssigkeitsverschiebung zwischen diesen Räumen und dem Utriculus bedingen und in dessen Wandungen entgegengesetzte elastische Deformationen erzeugen.

Die *Möglichkeit einer Cupulaverlagerung* und solcher Deformationsvorgänge an der Trennungsmembran von Endolymph- und Perilymphraum scheint nach den Bauverhältnissen des Bogenganges *nur beim rotatorischen Trägheitsstoß* und in schwächerem Maße bei der *thermischen Strömung* gegeben. *Weder Progressivbeschleunigungen noch Fliehkräfte scheinen befähigt, ähnliche Wirkungen auszulösen.* Eine Flüssigkeitsverschiebung vom Saccus endolymphaticus her durch den Ductus endolymphaticus und ein sekundäres Ausweichen der Perilymphe an den elastischen Fenstern in der Richtung gegen das Mittelohr, welche

[1]) Schilling: Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 110, S. 1. 1922.
[2]) Maier u. Lion: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 187, S. 53. 1921.
[3]) W. Nagel: Nagels Handb. d. Physiol. Bd. III, S. 793. 1905.
[4]) Nach Ewald (Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des N. octavus, S. 95. 1892) ist allerdings die Dehnbarkeit des häutigen Labyrinthes gering.

A. DE KLEYN und MAGNUS diskutieren[1]), kommt wahrscheinlich bei den vorliegenden Abmessungen des Ductus endolymphaticus nur für langsam verlaufende Druckausgleichvorgänge in Frage und geht am Bogengangsapparat vorbei.

Wenn das Erhaltenbleiben der Progressivreaktionen nach Abschleuderung der Otolithen, welches A. DE KLEYN und MAGNUS feststellten, auf den Bogengangsapparat zu beziehen ist, müßte angenommen werden, daß das Cristaepithel nicht nur durch Cupulabewegung, sondern auch direkt durch Druckänderung in der Endolymphe reizbar ist, wobei jedoch nur rasche Druckschwankungen, nicht aber anhaltende Druckwirkungen (Fliehkräfte) in Frage kommen können. Die andere Möglichkeit ist, daß das Sinnesepithel der Vorhofsmaculae auch nach Abschleuderung der Otolithen durch den linearen Flüssigkeitsträgheitsstoß bei Progressivbeschleunigung noch direkt gereizt werden kann, wie die Maculae nach MAGNUS und A. DE KLEYN ja auch ohne Otolithen eine Dauererregung besitzen[2]).

c) Elastische Vorgänge im Bogengangapparat.

Die *thermische Endolymphbewegung* ist ein zeitlich ausgedehnter Vorgang. Es scheint naheliegend, die lange Dauer der vom ampullären Sinnesorgan ausgelösten Reaktionserscheinungen auf das Andauern eines peripheren Reizmomentes zu beziehen. Der *Endolymphträgheitsstoß* bei Drehreizung ist dagegen ein zeitlich engbegrenztes Ereignis. Es besteht die Möglichkeit, daß dieser, gegenüber den thermischen Strömen, zum mindesten im Beginn weit intensivere mechanische Vorgang doch zu einem lang dauernden peripheren Reizmoment führt, *indem die Energie des Trägheitsstoßes einen zweiten Vorgang auslöst, welcher den primären Strömungsstoß überdauert.*

Eine zweite Möglichkeit ist das Überdauern der Erregung im peripheren Sinnesepithel oder einem zentralen Apparat. In den Bereich unserer Darstellung der physikalischen Vorgänge im Bogengang fällt nur die Diskussion der Wahrscheinlichkeit der ersteren Möglichkeit. Es mögen aber zwei Gründe erwähnt werden, welche prinzipiell gegen die zweite Deutung sprechen. Bei einem hochdifferenzierten Sinnesorgan und seinen Zentralapparaten, welches in ausgedehnten, für die Orientierung im Raum (Augenmuskeln) und die Regulation der Körperbewegung wichtigen Muskelgruppen reaktive Erscheinungen auslösen kann, ist ein langes Überdauern von Erregungszuständen nicht wahrscheinlich. Wenn diese Annahme trotzdem gemacht wird, ist man genötigt, komplizierte Hemmungsbeziehungen von langsam abklingenden Erregungszuständen anzunehmen, welche für dieses Sinnesorgan einzig dastehen würden. Bei rascher Drehung und längerer Drehzeit ist der Drehstoß in der Endolymphe, wie auch der Anhaltestoß, befähigt, lang dauernde Reaktionen auszulösen (z. B. Drehnystagmus und Nachnystagmus). Wenn die Drehzeit kurz ist, z. B. bei rascher Wendung des Kopfes, ist der Drehstoß ebenfalls vollständig abgelaufen und der Anhaltestoß so intensiv wie bei langer Drehzeit, die Reaktionserscheinungen fehlen dagegen vollständig. Würde es sich um lang andauernde Erregungszustände in Bezirken des Sinnesepithels oder einem Zentralapparat handeln, so müßten die Dreherregung und Anhalteerregung sich in diesem letzteren Fall gegenseitig hemmen und bei rasch sich folgenden Kopfwendungen eine verwickelte Überlagerung von Erregungszuständen resultieren. Eine Vorstellung, welche diese additiven Beziehungen auf die Bedingungen des mechanischen Vorganges im physikalischen Apparat des peripheren Sinnesorganes zurückzuführen sucht, scheint, wenn sie durchführbar ist, wahrscheinlicher.

Als *zweite durch den Trägheitsstoß ausgelöste länger dauernde Phase* des mechanischen Vorganges im Bogengangsapparat kommen *elastische Deformationen* in Frage an der dem Sinnesepithel aufsitzenden *Cupula* und evtl. in der obengenannten Weise an der Membran des häutigen Labyrinths.

Für die Beurteilung der Cupulabewegung sind die *morphologischen Verhältnisse* wichtig. Die Vorstellungen über den Verlauf der mechanischen Vorgänge an diesem gallertartigen Gebilde müssen auf dieser Grundlage aufbauen.

---

[1]) KLEYN, A. DE u. R. MAGNUS: Labyrinthreflexe auf Progressivbewegungen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 186, S. 58. 1921.

[2]) MAGNUS, R. u. A. DE KLEYN: in Handb. d. Neurol. d. Ohres Bd. I, 1, S. 540. 1923.

Nach der neuesten Darstellung von W. Kolmer[1]) können folgende Baumerkmale als sichergestellt gelten:

Die in der Ampulle quer gestellte Bindegewebs- und Epithelfalte der *Crista* ist in der Mitte verschmälert, geht sich verbreiternd beiderseits in das sog. Planum semilunatum über[2]). Der Durchschnitt der Falte in der Längsachse der Ampulle ist rundlich kuppelförmig, die Konvexität gegen das Ampullenlumen gerichtet. Der senkrecht dazu stehende Durchschnitt in der Ampullenquerachse ist flach bogenförmig konkav gegen das Ampullenlumen innere. Die Cristafläche besitzt also eine *sattelförmige doppelte Krümmung*, und die als quer gestellte Leiste mit ihrer schalenartig ausgehöhlten Basis der Cristafalte aufsitzende *Cupula* scheint in ihrer Bewegungsfreiheit *auf Kippbewegungen in der Längsachse der Ampulle beschränkt.*

Vom Sinnesepithel der Cristafalte (Durchschnitt in der Ampullenlängsachse) treten die *Cristahaare* in der Mitte senkrecht, zu beiden Seiten schräg, etwas gegen die Mitte sich krümmend, in Kanäle der Cupula ein, welche doppelten bis dreifachen Durchmesser der Haare besitzen[3]). Die Haare reichen spitz zulaufend nur bis etwa $^1/_4$ der Länge der Kanäle[4]) und sind *nicht mit der Cupula verbunden*[5]). Die *Kanäle* gehen, wenigstens an den Seitenteilen der Cupula, sicher *bis an die freie Oberfläche* derselben[6]). [Die Sinneshaare sind wahrscheinlich ein cuticulares Produkt der Zelloberfläche[7]) und nicht als modifizierte Flimmerhaare[8]) aufzufassen. Die funktionelle Bedeutung der von Kolmer beschriebenen[9]), außer den Sinneshaaren, an der Zelloberfläche vorhandenen Geißel ist ungewiß.]

Da die Cupulabasis überall durch die eintretenden Cristahaare relativ fixiert ist, kommt bei einer Kippbewegung der Cupula in der Ampullenlängsrichtung höchstens ein leichtes Gleiten der Basisfläche in der Kipprichtung in Frage. Möglich ist dabei, daß auf der Kippseite ein Anstauchen des Basisrandes, auf der Gegenseite eine leichte Abhebelung stattfindet, wobei die Cristahaare etwas aus den Kanälen herausgezogen werden. Im wesentlichen muß es sich um eine *Verbiegung der Cupulagallerte* handeln, welche an ihrem dem Lumen zugewendeten freien Rand am größten ist, aber auch zerrend auf die Basis wirkt und dort auch zu Biegungen der Kanäle und der in ihnen liegenden Haare führt. Als *zurückführende Kraft* kommt einerseits die *Formelastizität der Cupulagallerte*, andererseits die *Biegungselastizität der Haare* in Frage. Die wahrscheinlich weit größere *Zugelastizität der Haare fällt außer Betracht*, indem die Haare frei in den Kanälen beweglich sind. Sofern eine Längsverschiebung der Haare in den Kanälen der einen Seite auftritt, wird der Eintritt von Flüssigkeit vom offenen Ende des Kanales während der Cupulabiegung und die Auspressung bei der Rückbewegung bei den engen Raumverhältnissen einen erheblichen Bewegungswiderstand bedingen und stark dämpfend auf den Bewegungsverlauf wirken (Türschließerprinzip). Auf die *Bewegung der Cupula als Ganzes* wirkt ferner dämpfend die Einschließung in den mit Flüssigkeit gefüllten Ampullenraum. Während der Verlagerung verschiebt sich die Flüssigkeit und nimmt die Cupula mit. Während der Rückbewegung muß die umliegende Flüssigkeit mitbewegt werden, so daß sie von der einen Seite über die Cupula weg zur anderen Seite verdrängt wird. Die Einlagerung in eine Flüssigkeit von gleichem spezifischen Gewicht (S. 986) bedingt ferner eine Ausschaltung der Gewichtskräfte. Die formelastischen Kräfte, welche bei der Cupuladeformation auftreten, haben bei der Rückbewegung den *Widerstand der Massenträgheit der Gallerte, innere Reibungswiderstände* in der *Gallerte* und der *Flüssigkeit der Kanäle* und *Cupulaumgebung* zu überwinden.

Es darf angenommen werden, *daß die elastischen Spannkräfte mit der Cupulaablenkung wachsen.* Wir nehmen schematisierend an, sie seien der Ablenkung proportional. Es liegt die Bewegung eines elastischen Gebildes vor, welches eine bestimmte Ruhelage besitzt und bei welchem mit der Entfernung von der Ruhelage wachsende zurückführende elastische Kräfte auftreten, deren Wirkung durch eine Reihe widerstehender Kräfte gedämpft wird. *Der Rückbewegungsvorgang entspricht also der Schwingung eines gedämpften elastischen Pendels.* Der

[1]) Kolmer, W.: Mikroskopische Anatomie des nervösen Apparates des Ohres, in Handb. d. Neurol. d. Ohres Bd. I, 1, S. 103, 113 u. 138. Urban u. Schwarzenberg 1923.

[2]) Ebenda Tafel V und X.

[3]) Ebenda S. 113.

[4]) Ebenda Tafel X u. S. 103.

[5]) Ebenda S. 104.

[6]) Ebenda S. 138.

[7]) Ebenda S. 105.

[8]) Ebenda S. 102 u. 104. Kontra die Ewaldsche Annahme einer Flimmertätigkeit: Endorgan des Nervus octavus, S. 209 u. f. 1892.

[9]) Ebenda S. 102 u. 138.

Aufbau des Systems erinnert an die Konstruktion der *Seismographen* [z. B. das vertikal gestellte, elastische Pendel von WIECHERT[1])], wo eine träge Masse durch schwache, zurückführende Kräfte, welche durch dämpfende Kräfte gehemmt sind, in sehr langsamen Schwingungen bewegt wird. Es scheint *möglich, daß das Cupulapendel* tatsächlich, sei es in *aperiodisch gedämpfter*, asymptotisch der Ruhelage zustrebender Bewegung oder in rasch erlöschender *periodischer Oszillation, so lange Rückbewegungszeiten*[2]) *besitzt, wie sie zur Erklärung der Dauer von Reaktionserscheinungen* (z. B. Nachnystagmus beim Meerschweinchen bis 20 Sek., beim Menschen bis 60 Sek.) *durch ein peripheres Reizmoment notwendig sind.*

Durch die Flüssigkeitsverschiebung $l = K \cdot v_0$, welche in einem kleinen Bruchteil einer Sekunde erfolgt, wird das Cupulapendel verlagert und seinem freien Ende die Ausgangselongation a_0 erteilt. Die *Verschiebung der Ampullenflüssigkeit ist auch bei rascher Drehung in einem Größenbereich, welcher den Bewegungsspielraum der Cupula nicht erschöpft.* Die *Cupulahöhe* ist nach älteren Angaben bei verschiedenen Tieren 0,1—0,4 mm[3]), nach neuerer Angabe von KOLMER[4]) *beim Menschen etwa 1 mm.* Bei 4 Drehungen pro Sekunde ist die ampulläre Flüssigkeitsverschiebung bei Drehbeginn bzw. beim Anhalten etwa 0,07 mm (S. 992). Die Cupulaablenkung ist für eine Höhe von 1 mm 4°, für 0,5 mm Höhe 8°, für 0,1 mm Höhe 45°.

Wenn a_0 *die Ausgangselongation* der Cupula beim Drehbeginn bzw. beim Anhalten nach längerer Drehung ist, so beträgt *nach der Rückbewegungszeit* t die *Entfernung* a_1 von der Ruhelage:

$a_1 = a_0 \cdot e^{-kt}$ im Falle *aperiodischer Dämpfung* bzw.

$a_1 = a_0 \cdot e^{-kt} \cdot \cos \pi \frac{t}{T}$ *bei nicht vollständiger Aperiodizität*[5]).

(e = Basis der natürlichen Logarythmen, k = Dämpfungsfaktor, T = Schwingungszeit: Zeitdauer zwischen zwei maximalen Ablenkungen nach verschiedener Seite.)

Neben der BREUERschen Vorstellung einer Cupulaverlagerung durch Endolymphströmung und Rückbewegung, welcher Vorgang, was gesagt werden muß, vorläufig nur theoretisch erschlossen ist, wurde neuerdings von WITTMAAK[6]) die Ansicht vertreten, daß nicht eine Bewegung der Cupulagallerte, sondern *Änderungen ihres Quellungszustandes* (ihrer „Entfaltung") *durch Druckschwankungen* das *Reizmoment für das Sinnesepithel* darstelle. Er vermutet dabei, daß die Druckdifferenz beim Strömungsübergang von weiterem zu engerem Querschnitt (Utriculus zu Ampulle und umgekehrt) das auslösende Moment darstelle. Die Verlagerungstendenz des Strömungsstoßes (welche mechanisch weit leistungsfähiger erscheint) bleibe möglicherweise ganz ohne Wirkung[7]). Daß die Cupula, wie andere Gallerten, in hypertonischen und hypotonischen Lösungen Änderungen des Quellungszustandes aufweist, ist nicht überraschend. Dagegen *wäre das Auftreten rasch verlaufender Änderungen des Quellungszustandes durch Druckschwankungen auffallend*, da es sich nicht um

---

[1]) RIECKE: Lehrb. d. Physik Bd. I, S. 271. 5. Aufl. Leipzig: Veit & Co. 1912.

[2]) Der Einwand von SCHMALTZ (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 207, S. 125), schon die Grenzoberflächenspannung der Cupula sei eine so große zurückführende Kraft, daß nur eine Schwingungsdauer von einem kleinen Bruchteil einer Sekunde möglich sei, ist m. E. nicht zutreffend. Die Oberflächenspannung eines freien Flüssigkeitstropfens, welche SCHMALTZ als Vergleich heranzieht, läßt keinen Schluß zu auf die an der Grenzfläche der Cupulagallerte und Endolymphe bestehende Spannung. Wenn ferner die Formänderung der Cupula dadurch in so kurzer Zeit rückgängig gemacht würde, so bleibt immer noch die Lageänderung der Cupula als Ganzes, welche durch die geringe Biegungselastizität der abgebogenen Cristahaare als zurückführende Kraft ausgeglichen werden muß.

[3]) KÖLLIKER: Handb. d. Gewebelehre Bd. III, S. 913, ferner Abbildungen auf S. 911 u. 912.

[4]) KOLMER, W.: In Handb. d. Neurol. d. Ohres Bd. I, 1, S. 103.

[5]) RIECKE: Lehrb. d. Physik. 5. Aufl. Bd. I, S. 104. 1912.

[6]) WITTMAACK: Über den Erregungsvorgang im Vorhofbogengangsapparat. Verhandl. d. Ges. dtsch. Hals-, Nasen- u. Ohrenärzte 1921, S. 229. Leipzig: C. Kabitzsch.

[7]) WITTMAACK: Zitiert S. 236.

ein contractilem Gewebe ähnliches erregbares Organ handelt, sondern um ein Cuticulargebilde, welches ohne direkten Zusammenhang mit dem Gewebe ist. Die Breuersche Vorstellung einer Cupulabewegung ist unseres Erachtens dem Bau des Ampullarapparates und seinen mechanischen Bedingungen, soweit sie heute überblickbar sind, angemessener. Eine endgültige Entscheidung wird nur durch direkte Beobachtung des Vorganges in der Ampulle möglich sein.

Ein *indirekter Nachweis* für die *verlagernde Wirkung des Strömungsstoßes auf die Cupula* wird auch schon geleistet sein, wenn einmal die *Cupulaluxation* durch forcierte Drehung des Körpers gelingt. Durch Zentrifugieren mit hoher Tourenzahl hat Wittmaak[1]) eine Abschleuderung der Vorhofsotolithen erzielt. Die Cupulae werden dabei nicht beschädigt, indem augenscheinlich die erreichten Winkelbeschleunigungen beim Anfahren und Anhalten noch zu klein sind. Vielleicht gelingt die Cupulaluxation durch forcierte Wechseldrehung (z. B. $^1/_3$ Kreisdrehung 20—30 mal pro Sekunde) mit einer Exzentervorrichtung. Da der rotatorische Trägheitsstoß vorzüglich den Bogengangsapparat mechanisch beansprucht, ist vielleicht eine Dosierung möglich, welche isoliert die Cupulae eines Bogengangspaares schädigt, ohne die Vorhofsotolithen zu luxieren.

Nachtrag bei der Korrektur: Gegen die neuerdings von Schmaltz[2]) geäußerte Ansicht, die Störung eines Diffusionsschleiers um die Cupulagallerte durch den Strömungsstoß und die allmähliche Wiederherstellung des Diffusionsgleichgewichtes stelle den Reizvorgang dar, sprechen verschiedene Gründe.

Es ist zwar anzunehmen, daß das Cristaepithel bei der Bildung der Cupulagallerte eine Tätigkeit besitzt, welche evtl. als sekretorische zu bezeichnen ist. Der Bau des Cristaepithels spricht dagegen nicht für eine dauernde Auscheidung von Salzen an dieser Stelle, also eine eigentliche Tätigkeit als Drüsenepithel.

Nach Schmaltz ist der Unterschied der Wirkung von ampullopetalem und ampullofugalem Endolymphstoß dadurch bedingt, daß jeweils nur eine Seite der Cupula eine Störung des Diffusionsgleichgewichtes erfahre. Bei rascher Verschiebungsgeschwindigkeit sollen dagegen beide Seiten der Cupula betroffen werden und wäre nach der Vorstellung von Schmaltz eine Kompensation des Reizeffektes zu erwarten. Diese Folgerung der Therorie von Schmaltz steht im Gegensatz zu den experimentellen Befunden. Bei Drehreizung des Ampullenapparates ist die Zunahme der Endolymphverschiebung bei rascher Drehgeschwindigkeit mit einer Zunahme der Nystagmusdauer verbunden und nicht mit einer Abnahme wie nach Schmaltz zu erwarten wäre.

Die Nachteile dieser Diffusionsvorstellung werden besonders offensichtlich bei ihrer Anwendung auf die Otolithenapparate[3]), indem die Störung eines Diffusionsschleiers um die Otolithen nur bei dynamischen Verhältnissen (Progressivbeschleunigung), nicht aber als statischer Dauerreiz in Frage kommen kann. Für die statischen Tonusreflexe der Otolithenapparate wäre also trotzdem ein mechanisches Reizmoment anzunehmen. Die Notwendigkeit, am gleichen Sinnesapparat zwei verschiedene Reizmechanismen annehmen zu müssen, spricht nicht zugunsten der Vorstellung von Schmaltz.

In welcher Weise der mechanische Vorgang an der Cupula den Erregungszustand des Cristaepithels beeinflußt, darüber sind vorläufig nur Vermutungen möglich.

Sicher scheint, daß der Vorgang auf der utriculären und der Kanalseite der Crista jeweils entgegengesetzt ist. Wenn die Biegung der Sinneshaare als Reiz wirkt, indem die Haare, wie Kolmer[4]) vermutet, hebelartig beansprucht werden, müßte den Sinneszellen eine Wahrnehmung der Biegungsrichtung zukommen. Eine andere Möglichkeit ist, daß die Haare beim Reizvorgang nicht beteiligt sind und die Anpressung der Cupula auf einer Seite bzw. die Druckentlastung auf der anderen Seite direkt das Sinnesepithel beeinflußt. Die Haare hätten in diesem Fall nur die Bedeutung eines Führungsapparates für die Cupulabewegung.

Da der Aufbau des Ampullarsinnesorgans und der Vorhofsotolithenapparate große Ähnlichkeiten zeigt, ist es nicht unwahrscheinlich, daß für beide Organe auch ähnliche Bedingungen der Beeinflussung der Sinneszellen durch den mechanischen Vorgang bestehen. Vielleicht werden die übersichtlicheren Verhältnisse der Otolithenapparate (S. 1000) Rückschlüsse auf das Bogengangssinnesorgan erlauben.

[1]) Wittmaak: Verhandl. d. dtsch. otol. Ges. Bd. 18, S. 150. 1909. Ferner A. de Kleyn u. R. Magnus: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 186, S. 61. 1921.

[2]) Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 207, S. 125 u. Klin. Wochenschr. 4. Jahrg. Nr. 11.

[3]) Schmaltz: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 207, S. 127.

[4]) Kolmer: Zitiert S. 105.

III. Der Gesamtverlauf des mechanischen Vorganges im Bogengangapparat unter verschiedenen Bedingungen.

Die Ablenkung der Cupula wirkt als Reiz auf das Cristaepithel und löst reaktive Vorgänge aus, welche je nach der Ablenkungsrichtung entgegengesetzt gerichtet sind. Die Dauer dieser reaktiven Vorgänge ist bei verschiedenen Drehbedingungen verschieden. MASUDA[1]) hat am Meerschweinchen für einen dieser Reaktionsvorgänge, für den von den horizontalen Bogengängen ausgelösten horizontalen Nachnystagmus, die Abhängigkeit der Nystagmusdauer, Schlagzahl und Schlagschnelligkeit von den Bedingungen des Drehvorganges: Drehzeit, Drehgeschwindigkeit, systematisch untersucht.

1. Bei langsameren Drehungen als eine Drehung in 5 Sek. tritt beim Meerschweinchen kein Nachnystagmus auf[2]). Der *Schwellenwert der Drehgeschwindigkeit* liegt bei einer Drehung in 4—3 Sek., wo in einem bestimmten Bereich der Drehzeit (20—40 Sek.) zuerst 50% positive Reaktionen auftreten.

2. Der *Schwellenwert* für *Linksdrehung* liegt *tiefer* (näher an 1 Drehung in 4 Sek.) *als für Rechtsdrehung* (näher an 1 Drehung in 3 Sek.).

3. Bei überschwelligen Drehgeschwindigkeiten gibt es zunächst einen Bereich der Drehzeit, welcher noch zu keinen Anhaltereaktionen führt. Diese *unterschwellige Drehzeit* ist um so kürzer, je größer die Drehgeschwindigkeit ist.

4. Oberhalb der Drehzeitschwelle zeigt die Nachnystagmusdauer einen raschen *Anstieg bis zu einem Maximum*, welches bei allen überschwelligen Drehgeschwindigkeiten in einem Drehzeitbereich von 20—40 Sek. liegt[3]). Diese *optimale Drehzeit* entspricht dem Drehzeitbereich, in welchem bei zunehmender Drehgeschwindigkeit zuerst der Schwellenwert erreicht wird. Bei längeren Drehzeiten findet eine langsame Abnahme der Nachnystagmuszeiten statt (s. Abb. 223 auf S. 999).

5. Die *maximale Nachnystagmuszeit*, bei optimaler Drehzeit, *nimmt zu mit der Drehgeschwindigkeit*, aber langsamer als dieselbe[4]).

6. Die *Nachnystagmusdauer* ist *nach Linksdrehung länger als nach Rechtsdrehung*. Der *durchschnittliche Unterschied* ist bei allen überschwelligen Drehgeschwindigkeiten annähernd gleich groß, also *unabhängig von der Drehgeschwindigkeit*[5]).

7. Bei den Drehgeschwindigkeiten unter 1 Drehung in 1 Sek. (also das 3—4fache der Schwellendrehgeschwindigkeit) ist die Nachnystagmuszeit nie länger als die Drehzeit. Bei Drehgeschwindigkeiten, welche *mehr als das Vierfache der Schwellendrehgeschwindigkeit* betragen, treten im Bereich kurzer Drehzeiten *Nachnystagmusdauern* auf, *welche länger sind als die Drehzeit*, und zwar um so länger, je höher die Drehgeschwindigkeit ist[6]) (s. Abb. 225, S. 1000).

Wenn die *Dauer des peripheren Reizvorganges* für die *Verhältnisse des Reaktionsvorganges* maßgebend ist, muß es möglich sein, die *Merkmale dieses experimentellen Materials auf den Verlauf der Cupulabewegung bei verschiedenen Drehbedingungen zurückzuführen.*

a) Annahme aperiodischer Cupulabewegung.

Die Cupulaverschiebung beim Drehbeginn bzw. beim Anhalten der Drehung ist (S. 995): $a_0 = K \cdot v$ (v = Drehgeschwindigkeit[7]). Während der Drehzeit t_d bewegt sich die Cupula von der Anfangselongation a_0 in Stellung $a_1 = a_0 \cdot e^{-kt_d}$. Beim Anhalten erfolgt eine Verschiebung von $-a_0$, welche sich mit der Restelongation a_1 zu einer entgegengesetzten Cupulaverlagerung $-a_2 = -a_0 + a_1$ addiert. Die Cupulaablenkung wirkt als Reiz auf das Cristaepithel und bedingt während der Nachdauer t_n Reaktionserscheinungen, bis die Rückbewegung die Schwellenablenkung a_s erreicht hat. Es ist:

$$a_s = a_2 e^{-kt_n} = (a_0 - a_1) e^{-kt_n}.$$

[1]) MASUDA, T.: Beitrag zur Physiologie des Drehnystagmus. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 197, S. 1. 1922.
[2]) MASUDA, T.: Zitiert S. 30.
[3]) MASUDA, T.: Zitiert S. 13.
[4]) MASUDA, T.: Zitiert S. 26.
[5]) MASUDA, T.: Zitiert S. 22.
[6]) MASUDA, T.: Zitiert S. 27.
[7]) Die Verlagerungszeit ist so kurz gegenüber dem Verlauf der elastischen Rückbewegung, daß die Wirkung der elastischen Kräfte während der Verlagerungszeit vernachlässigt werden kann.

Die Einsetzung von $a_1 = f(a_0, t_d)$ in diese Formel gibt:

$$a_s = a_0(1 - e^{-kt_d}) \cdot e^{-kt_n}.$$

Es ist:

$$t_n = \frac{1}{k} \log \frac{a_0(1 - e^{-kt_d})}{a_s} = \frac{1}{k}[\log a_0 - \log a_s + \log(1 - e^{-kt_d})].$$

1. Die *Nachreaktionszeit steigt mit der Anfangselongation* $a_0 = k \cdot v$, also *mit der Drehgeschwindigkeit*, aber nicht direkt proportional, sondern *mit dem Logarithmus* derselben (s. oben experim. Befund 5, ferner Abb. 224, S. 999).

2. Wenn die *Schwellenablenkung* a_s verschieden ist, verschieben sich alle t_n-Werte um denselben Betrag $\left(\frac{1}{k} \cdot \text{Differenz der } a_s\text{-Logarithmen}\right)$. Der *Unterschied ist also unabhängig von der Drehgeschwindigkeit* (s. oben experim. Befund 2 und 6, ferner Abb. 224, S. 999).

3. Eine Nachreaktion kann erst zustande kommen, wenn a_2 größer als a_s ist. Für $a_2 = a_s$ ist $a_1 = a_0 - a_s = a_0 e^{-kt_d}$. Die Drehzeitschwelle ist erreicht bei $t_d = \frac{1}{k} \log \frac{a_0}{a_0 - a_s}$. Die *unterschwellige Drehzeit nimmt ab* mit wachsendem a_0, also mit *zunehmender Drehgeschwindigkeit* (s. oben experim. Befund 3, ferner Abb. 224, S. 999).

4. Wenn die Nachreaktionszeit t_n gleich der Drehzeit t_d gesetzt wird, erhält man aus der Gleichung $a_s = a_0(1 - e^{-kt_d}) \cdot e^{-kt_n}$ die Formel:

$$e^{-kt} = \frac{1}{2}\left(1 \pm \sqrt{1 - \frac{4a_s}{a_0}}\right).$$

Wenn a_0 kleiner als der vierfache Wert der Schwellenablenkung ist, werden die Lösungen imaginär. *Nachreaktionszeiten von gleicher Dauer wie die Drehzeit* sind *erst möglich bei Drehgeschwindigkeiten*, welche *mehr als das Vierfache der Schwellendrehgeschwindigkeit betragen* (s. oben experim. Befund 7, ferner Abb. 225, S. 1000).

b) Annahme nicht vollständig aperiodischer Cupulabewegung

(Formel s. S. 995).

Die Formel für a_s wird in diesem Fall

$$a_s = a_0\left(1 - e^{-kt_d} \cdot \cos \pi \frac{t_d}{T}\right) \cdot e^{-kt_n} \cdot \cos \pi \frac{t_n}{T}.$$

Für $t_d = T$ ist die Restelongation beim Anhalten

$$a_1 = a_0 \cdot e^{-kT} \cdot \cos \pi = -a_0 \cdot e^{-kT}.$$

Die Cupulaverlagerung beim Anhalten $(-a_2 = -a_0 + a_1)$ wird für $t_d = T$ zu:

$$a_2 = a_0(1 + e^{-kT}).$$

Wenn der Anhaltestoß die Cupula in der *Gegenelongationsstellung* nach einer *Drehzeit gleich der Schwingungszeit* trifft, wird eine *Anhalteelongation erreicht, welche ein Maximum ist* und mit einer *Maximaldauer der Nachreaktion* verbunden ist. Die *Schwingungsdauer* T ist *unabhängig von der Ausgangselongation*. Die *optimale Drehzeit*, welche zu einem Maximum der Nachreaktionsdauer bei überschwelliger Drehgeschwindigkeit führt, ist *daher unabhängig von der Drehgeschwindigkeit* und ist gleichzeitig die Zone, in welcher bei langsamer Drehung die Reizschwelle zuerst überschritten wird (s. experim. Befund 1 und 4).

Für eine gedämpfte periodische Bewegung der Cupula spricht auch die gelegentliche Beobachtung eines der Nachnystagmusrichtung entgegengesetzt schlagenden *Nach-Nachnystagmus*[1]), ferner die Feststellung rhythmisch wechselnder negativer und positiver Phasen der Drehempfindung nach dem Anhalten[2]).

Wieweit die Befunde der Nachnystagmuszeit bei verschiedener Drehzeit und Drehgeschwindigkeit den aus der Cupulabewegung berechneten Verhältnissen entsprechen, zeigt eine Vergleichung der Abb. 223 und 224.

Im Falle *aperiodischer Bewegung* ist aus der Nachnystagmuszeit (16 Sek.) bei Drehgeschwindigkeit 1 Drehung in $^1/_4$ Sek. und Schwelle bei 1 Drehung in 4 Sek.: also $\frac{a_0}{a_s} = 16$,

[1]) Bárány: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 41. 1907.

[2]) Fischer u. Wodak: Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 3 (Kongreßber.), S. 198. 1922.

k zu 0,172 berechnet. Für den Fall *unvollständiger Aperiodizität* ermittelte sich k zu 0,08 und T zu 36 Sek. Die Werte der einzelnen Kurvenpunkte wurden für die verschiedenen $\frac{a_0}{a_t}$- und t_4-Zahlen nach einem *graphischen Verfahren* bestimmt[1]).

Abb. 225 zeigt das *Verhältnis der Nachnystagmuszeit zur Drehzeit* nach dem experimentellen Befund und für den Fall aperiodischer Cupulabewegung.

Nach diesen Ergebnissen ist nicht unwahrscheinlich, daß die *Ursache des verschiedenen Verlaufes der Reaktionsvorgänge*, welche vom Bogengangsapparat *bei verschiedenen Drehbedingungen* ausgelöst werden, in *Unterschieden des Verlaufes der mechanischen Vorgänge im peripheren Sinnesorgan liegt:* der rasch abklingende Strömungsstoß im Bogengang löst einen langsam verlaufenden elastischen Vorgang aus, welcher je nach der Drehzeit für den Anhaltevorgang verschiedene Bedingungen darbietet[2]).

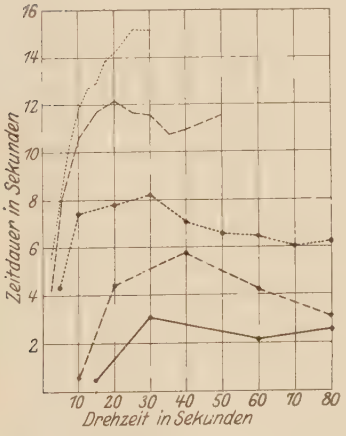


Abb. 223. Zeitdauer des Nachnystagmus (Meerschweinchen).

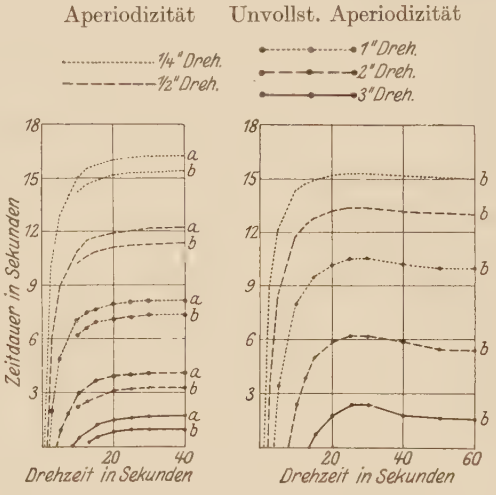


Abb. 224. Zeitdauer des Ausgleiches an einem theoretischen Modell.

Wenn diese Auffassung richtig ist, so darf gleichwohl die *Bedeutung der Verhältnisse des peripheren Sinnesepithels* und der *zentralen Apparate* in ihrem *Einfluß auf den Ablauf der Reaktionsvorgänge nicht unterschätzt werden.* Vor allem ist die Wirkung des peripheren mechanischen Vorganges abhängig von der *Erregbarkeit des Sinnesepithels.* Z. B. ist nach den Beobachtungen Masudas die *Erregbarkeitsschwelle* für *ansteigenden Reiz* (Cupulaverlagerung) und *absteigenden Reiz* (Capularückbewegung) *wahrscheinlich verschieden.* Wenn durch Reizsteigerung, von unterschwelligen Drehbedingungen ausgehend, eine Erregung zustande kommt, besitzt die Anhaltereaktion stets eine bestimmte Dauer (4—7 Sek. (*Schwellendauer*), welche keine Abhängigkeit von der Drehgeschwindigkeit oder Drehrichtung besitzt und die wir auf einen *Unterschied von Anstiegs- und Abstiegsschwelle* beziehen, da verschiedene Gründe gegen ein Überdauern einer Erregung im Sinnesepithel oder zentralen Apparaten sprechen.

---

[1]) Rohrer: Zur Theorie der Drehreizung des Bogengangsapparates. Schweiz. med. Wochenschr. 1922, Nr. 27.

[2]) Zur Demonstration dieser Verhältnisse benutzten wir einen Rohrring (20 cm Ringdurchmesser, 1 cm Rohrdurchmesser) mit viscöser *Glycerinwasserfüllung*, welche kurze stoßartige Dreh- und Anhalteverlagerung gibt. [Nagel hat an seinem Modell (Nagels Handb. Bd. III, S. 793) in ähnlicher Absicht Kleisterfüllung angewandt.] Als Cupulamodell ist im Seitenarm eines in den Rohrring eingefügten T-Rohres ein *elastisches, stark gedämpftes Strompendel* angebracht. Kopfhaar etwa 3 cm lang, in gespaltenen Korken fixiert, dessen freies Ende in der Mitte des Rohrlumens ein durch Kork äquilibriertes Blechplättchen trägt (siehe Anmerkung S. 990).

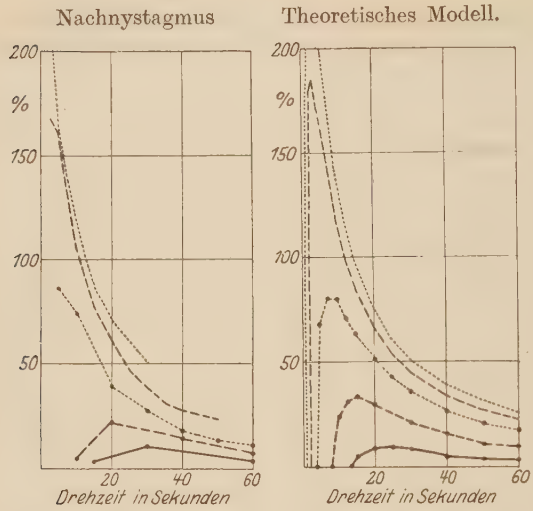


Abb. 225. Dauer des Nachnystagmus in Prozent der Drehzeit (Kurvenbezeichnung siehe Abb. 224).

Ferner scheint die Erregbarkeit abhängig von *Druckverhältnissen in der Endolymphe* (s. Einleitung: Dämpfende Wirkung der Fliehkräfte).

Die *Dauer* der Cristaerregung erscheint *nur abhängig von der Elongation der Cupula* beim Anhalten, der *Verlauf der Reaktionsvorgänge* aber auch *von der Art, wie diese Ablenkung entstand,* ob nach kurzer Drehzeit von einer großen Restelongation aus durch den wuchtigen Trägheitsstoß einer raschen Drehung, oder nach längerer Drehzeit von einer kleinen Restelongation aus durch den matteren Stoß einer langsamen Drehung. Bei *gleicher Nachnystagmusdauer* ist im ersteren Fall die *Schlagzahl größer,* die einzelnen Schläge sind also rascher. Bei *wachsendem Drehradius* (exzentrische Drehung) ist umgekehrt eine etwas *erheblichere Herabsetzung der Schlagzahl* gegenüber der Abnahme der Nachnystagmusdauer vorhanden, also eine Verlangsamung der Schläge. Nach diesen aus den Untersuchungen Masudas am Meerschweinchen sich ergebenden Befunden scheint der Erregungszustand des Cristaepithels außer von der Cupulalage auch von anderen Bedingungen abhängig.

Die Erregbarkeit des Sinnesepithels ist auch durch *vasomotorische Verhältnisse* veränderlich. Ferner wird durch dieses Moment wie auch durch pharmakologische Einwirkungen die Erregungslage der extralabyrinthären, bei den Reaktionsvorgängen mitwirkenden, zentralen und peripheren Apparate beeinflußt[1]).

IV. Physikalische Vorgänge im Bogengangsapparat bei galvanischer Reizung.

Es bestehen über diese Vorgänge eine Reihe von Hypothesen, welche teils einen den Reiz auf das Cristaepithel vermittelnden mechanischen Vorgang (kataphoretische Strömung [Brünings], Quellungsänderung der Cupula durch Ionenverschiebung [Wittmaak]), teils eine direkte Reizung des Sinnesepithels oder N. vestibularis annehmen [Bárány[2])]. Eine Entscheidung erscheint zur Zeit nicht möglich.

V. Physikalische Verhältnisse der Vorhofsotolithen.

Der *Bau der Otolithenmembran* ist dem Cupulabau ähnlich, nur viel niedriger[3]). Die eingelagerten *Statolithen* bestehen aus Aragonit (spez. Gew. 2,935). Der Bau des *Maculaepithels* entspricht dem Bau des Cristaepithels (S. 994), nur sind die Sinneshaare hier halb so lang[4]). Die Sinneshaare sind ebenfalls frei in Kanälen der Gallerte, wobei die Kanäle hier nicht bis zur Außenfläche der Membran durchtreten. Schleimige Fäden und Fasern, welche von der Otolithenmembran zur benachbarten Wandung gehen[5]), ferner die Beziehung zum Epithel am Rand[6]) geben eine Erklärung dafür, warum die Membran in hängender Stellung von den Haaren, mit denen sie nicht verwachsen ist, nicht allmählich abgleitet.

[1]) Charousek, G.: Die Rolle der Labyrinthgefäße bei den Vestibularisreaktionen. Verhandl. d. Ges. dtsch. Hals-, Nasen- u. Ohrenärzte 1923, S. 219.

[2]) Bárány u. Wittmaak: Funktionelle Prüfung des Vestibularapparates. Verhandl. d. dtsch. otol. Ges., XX. Vers. 1911, S. 113. Ferner Wittmaak: Über den Erregungsvorgang im Vorhofbogengangsapparat. Verhandl. d. Ges. dtsch. Hals-, Nasen- und Ohrenärzte 1921, S. 229.

[3]) Kolmer: In Handb. d. Neurol. d. Ohres, Bd. I, 1, S. 115, ferner Tafel VI, VII u. IX.

[4]) Kolmer: Zitiert S. 103. [5]) Kolmer: Zitiert S. 157 u. 115.

[6]) Kolmer: Zitiert Tafel IX.

Der *Unterschied des spezifischen Gewichtes* zwischen Statolithen und Endolymphe erklärt die Möglichkeit einer *statischen mechanischen Wirkung auf das Sinnesepithel*, wobei nach A. DE KLEYN und MAGNUS[1]) *senkrechter Otolithendruck* mit einem *Minimum der Erregung des Maculaepithels* verbunden ist, die *Erregung also dämpft*, und in *hängender Stellung das Maximum der Erregung* zustande kommt. Es kann also nicht, wie BREUER annahm, eine Verbiegung der Sinneshaare das reizübertragende Moment darstellen, da in diesem Fall die Vertikalstellung der Otolithen mit stärkster Reizwirkung verbunden sein müßte.

Auch die *Wirkung dynamischer Kräfte* ist auf den Gewichtsunterschied zur Endolymphe zu beziehen (Abzentrifugierung der Otolithen nach WITTMAAK[2])]. Über die Frage der Lokalisation des Reizmomentes bei Progressivreaktionen s. S. 993.

Ob die Otolithen bei verschiedener Körperlage Verschiebungen relativ zum Maculaepithel erfahren und in welchem Maße, und welche Bedeutung diese Bewegungen für den Reizvorgang unter statischen Bedingungen besitzen, ist noch ungewiß. Nach Röntgenuntersuchungen am Vorhofsapparat von Fischen erreicht die Otolithenverschiebung nicht die Größe von $^1/_{10}$ mm[3]). Nach ACH[4]) sollen beim Frosch auch Rotationsbewegungen auf die Otolithen von Einfluß sein. Es ist aber zu bedenken, daß das Drehmoment für diese Gebilde von erheblich kleinerer Größenordnung ist, als für die Bogengangsflüssigkeit und daß, wie A DE KLEYN und MAGNUS[5]) nachwiesen, die Abschleuderung der Otolithen die Drehreaktionen nicht vermindert.

---

[1]) KLEYN, A. DE u. R. MAGNUS: Über die Funktion der Otolithen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 186, S. 14. 1921. Ferner R. MAGNUS: Körperstellung, S. 533. Berlin: Julius Springer 1924. — Die Annahme von QUIX, daß der Otolithendruck das Maculaepithel errege, ist von A. DE KLEYN und MAGNUS widerlegt worden. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 194, S. 407. 1922.

[2]) WITTMAAK: Verhandl. d. dtsch. otol. Ges. Bd. 18, S. 150. 1909.

[3]) RUYSCH: Nach Kolmer im Handb. d. Neurol. des Ohres Bd. I, 1, S. 115.

[4]) ACH: Über die Otolithenfunktion und den Labyrinthtonus. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 86, S. 138. 1901.

[5]) KLEYN A. DE u. R. MAGNUS: Über die Funktion der Otolithen II. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 186, S. 66. 1921.

Theorie über die Funktion der Bogengangs- und Otolithenapparate bei Säugern.

Biologisches

Von

R. Magnus und A. de Kleyn.

Utrecht.

Im Jahre 1824 veröffentlichte Flourens die ersten experimentellen Untersuchungen über den Vestibularapparat, die jahrzehntelang fortgesetzte Arbeit vieler Forscher war jedoch erforderlich, um die nötigen experimentellen Tatsachen zur Aufstellung einer Theorie der Funktion des Bogengangs- und Otolithenapparates zu sammeln.

An erster Stelle war es notwendig, um die verschiedenen Labyrinthreflexe isoliert kennenzulernen, andere Reflexe, welche störend auf dieselben einwirkten, auszuschalten. Aus der Klinik ist schon längst bekannt, wie störend bei der Untersuchung der Drehreaktionen (und -nystagmus) auf die Augen Fixation und optische Reflexe (optischer Nystagmus) wirken. Cemach und Kestenbaum[1]) gehen in der letzten Zeit sogar so weit, daß sie bei *Menschen* die Augendrehreaktionen als nicht vestibulär, sondern allein optisch bedingt betrachten und nur für die Drehnachreaktionen eine vestibuläre Genese annehmen. Wiewohl diese Streitfrage noch lange nicht gelöst ist und besonders Bartels[2]) diese Auffassung bestritten hat, geht jedenfalls hieraus hervor, wie sorgfältig man bei der Untersuchung von labyrinthären Reflexen optische Reflexe vermeiden muß. Dieses gilt besonders für Versuche an Tieren mit frontalstehenden Augen, welche optisch fixieren, weniger für Tiere mit seitlich gestellten Augen, bei welchen die optischen Reflexe nur eine ganz unbedeutende Rolle spielen.

Auch bei der Prüfung der tonischen Labyrinthreflexe muß auf eine isolierte Untersuchung genau geachtet werden. Wie später (Bd. XV) ausführlich besprochen werden soll, werden die tonischen Reflexe auf die Körpermuskeln nicht nur von den Labyrinthen ausgelöst, sondern führen zusammen mit den „tonischen Halsreflexen" dazu, daß jeder Stellung des Kopfes zum Rumpfe und im Raum eine bestimmte zugeordnete Stellung und Haltung des übrigen Körpers entspricht. Will man also die tonischen Labyrinthreflexe auf die Körpermuskeln isoliert untersuchen, so muß man unbedingt das Auftreten von tonischen Halsreflexen

[1]) Cemach u. Kestenbaum: Zur Mechanik des Drehnystagmus. Zeitschr. f. Ohrenheilk. u. f. d. Krankh. d. Luftwege Bd. 82, S. 117. 1922.

[2]) Bartels, M.: Über Drehnystagmus mit und ohne Fixation. v. Graefes Arch. f. Ophth. Bd. 110, S. 426. 1922. Siehe auch A. Cemach: Zur Frage des Drehnystagmus unter der Bartelsschen Brille, und Bartels: Bemerkungen zur Theorie des Bewegungsnystagmus von Kestenbaum und Cemach, und zum Schluß Cemach: Bemerkungen zu den Bemerkungen usw. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 5, S. 38, 48 u. 50. 1923.

verhüten. Bei den Labyrinthstellreflexen findet man wieder genau dasselbe: eine ganze Reihe von Stellreflexen machen es möglich, daß die Tiere reflektorisch aus jeder abormen Lage die Normalstellung einnehmen. Auch hierbei muß man also darauf achten, daß die Labyrinthstellreflexe bei der Untersuchung genau isoliert geprüft werden. Hinsichtlich der tonischen Labyrinthreflexe auf die Augenmuskeln (kompensatorische Augenstellungen) gilt dasselbe wie für die tonischen Labyrinthreflexe auf die Körpermuskeln; auch hier muß eine Störung durch tonische Halsreflexe vermieden werden.

Für die obengenannte Fragestellung genügt es aber nicht, die Labyrinthreflexe isoliert zu untersuchen, auch die Bogengangs- und Otolithenreflexe müssen soviel wie möglich gesondert geprüft werden. So ist es z. B. bei den Drehversuchen notwendig, die Drehungen nicht zu schnell vorzunehmen, um den Einfluß der Zentrifugalkraft auf die Otolithenapparate so gering wie möglich zu machen. Auch ist es erwünscht, die Neigung des Kopfes zur Horizontalebene während der Drehung unverändert zu lassen und z. B. das Tier auf der horizontalen Drehscheibe bei verschiedenen Kopfstellungen zu untersuchen. Macht man dagegen, wie es öfters geschieht, die Drehversuche in der Weise, daß das Brett, worauf das Tier aufgespannt ist, um andere Achsen gedreht wird, so ändert sich die Stellung des Kopfes zur Horizontalebene während der Drehung fortwährend und damit zu gleicher Zeit der Reizzustand des Otolithenapparates, welcher, wie später gezeigt werden soll, von der Lage der Labyrinthe im Raume abhängig ist. Umgekehrt kann man bei der Untersuchung der Otolithenreflexe das Auftreten von Bogengangsreflexen vermeiden durch langsames Ausführen der Bewegungen, welche die Tiere von einer Stellung im Raume in eine andere bringen und weiter, indem man nach Einnahme jeder neuen Stellung des Kopfes im Raume so lange wartet, bis eventuelle Bogengangsreize verschwunden sind. Noch zweckmäßiger ist es, die einzelnen Kopflagen von entgegengesetzter Seite zu erreichen, weil auf diese Weise etwaige Bogengangsreflexe einander entgegengestellt sind. Für eine wirklich isolierte Untersuchung der Bogengangs- und Otolithenreflexe wäre es notwendig, über eine Methode zu verfügen, durch welche entweder die Bogengänge ausgeschaltet und die Otolithenorgane intakt gelassen werden, oder umgekehrt die Bogengänge unverletzt bleiben und die Otolithenorgane außer Funktion gesetzt werden. Im ersten Falle wäre es möglich, die Otolithenreflexe, im zweiten Falle die Bogengangsreflexe isoliert zu untersuchen. Während diese Methode bei verschiedenen Fischen ausführbar ist [Kubo[1]), Maxwell[2]), Benjamins[3])], ist es bei Säugetieren aus anatomischen Gründen, wie schon früher mitgeteilt wurde, bis jetzt nicht gelungen, die Bogengänge oder Otolithen isoliert zu exstirpieren. Wohl wurde schon darauf hingewiesen, daß es im Anschluß an die Untersuchungen von de Burlet und Hofman[4]) wenigstens gelungen ist, bei lebenden Kaninchen die Sacculusapparate isoliert zu exstirpieren, während es bisher nur an Kaninchenschädeln und nicht an lebenden Tieren möglich war, unter dem Mikroskop verschiedene Nerven des Labyrinths freizulegen und zu durchschneiden, ohne das Labyrinth zu öffnen.

Für die isolierte Untersuchung der Otolithenreflexe bei Säugern verfügen wir bis jetzt über keine einzige Methode; dafür wäre es notwendig, die Bogengänge auszuschalten und die Otolithenorgane intakt zu lassen. Die ingeniöse

[1]) Kubo, J.: Über die vom Nervus acusticus ausgelösten Augenbewegungen. II. Mitt. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 115, S. 457. 1906.

[2]) Maxwell, S. S.: Labyrinth and Equilibrium. Philadelphia u. London: Lippincott 1923.

[3]) Benjamins, C.: Contribution à la connaissance etc. Arch. néerl. de biol. Bd. 2, S. 536. 1918.

[4]) Siehe R. Magnus: Körperstellung. S. 470.

Plombierung der Bogengänge von Ewald[1]) drückt die häutigen Kanäle nur in beschränkter Ausdehnung zusammen, läßt aber die Sinnesendstellen der Bogengänge vollkommen intakt. Bei der isolierten Untersuchung der Bogengangsreflexe hilft uns die schon oben beschriebene Methode, welche 1909 von Wittmaack[2]) veröffentlicht wurde, wobei es durch sehr schnelles Zentrifugieren von Meerschweinchen gelingt, die Otolithenmembranen abzuschleudern, während die Cristae intakt bleiben. Wenn nach dem Zentrifugieren nachgewiesen ist, daß alle Otolithenmembranen abgeschleudert wurden, so kann mit Sicherheit gefolgert werden, daß die noch vorhandenen Labyrinthreflexe in den Bogengängen und nicht von den Otolithenmembranen ausgelöst werden. Bei der Wittmaackschen Methode werden nur die Otolithenmembranen und nicht die ganzen Otolithenapparate außer Funktion gesetzt. Wie sich unten zeigen wird, hat aber gerade die Tatsache, daß man auf diese Weise imstande ist, Tiere zu untersuchen mit noch vorhandenen Maculae und fehlenden Otolithenmembranen, die Möglichkeit gegeben, über den Erregungsvorgang in den Maculae etwas Näheres kennen zu lernen.

Theorie der Funktion des Bogengangsapparates.

Nur ein Intervall von einigen Wochen trennt die Veröffentlichung der drei berühmten Mitteilungen von Mach[3]), Breuer[4]) und Crum Brown[5]). Ganz unabhängig voneinander kamen alle drei Forscher zu der Auffassung, daß die Reflexe und Empfindungen, welche während und nach der Drehung auftreten, in den Bogengängen ausgelöst werden und daß dieselben durch positive und negative Winkelbeschleunigung, jedoch nicht durch Winkelgeschwindigkeit erregt werden. Daß die Drehreaktionen und -nachreaktionen (und der Nystagmus) auf Augen und Hals wirklich als Bogengangsreflexe zu betrachten sind, hat sich später durch verschiedene experimentelle Untersuchungen als richtig herausgestellt; auch nach Abschleuderung der Otolithenmembranen bleiben dieselben unverändert auslösbar. Es besteht denn auch kein Unterschied in den Auffassungen über die Auslösungs*stelle*, wohl aber über die Auslösungs*weise* der infolge Rotation entstehenden Reflexe.

Auch jetzt noch hat die ursprüngliche Auffassung von Breuer die meisten Anhänger. Ganz klar formuliert er dieselbe in den folgenden Worten: „Wenn ein mit Flüssigkeit gefüllter Röhrenring seine Drehung beginnt, so macht, wie wir gesehen haben, die Flüssigkeit eine relative *rückläufige* Bewegung. Dauert die Drehung an, so wird die lebendige Kraft dieser Strömung nach und nach durch die Reibung und Adhäsion an den Röhrenenden aufgezehrt werden, natürlich um so rascher, je enger die Röhre ist, und die Flüssigkeit bewegt sich dann mit dem Ring in gleichem Sinne und gleicher Geschwindigkeit, das System ist dann in innerer Ruhe; hält der Röhrenring nun plötzlich in seiner Drehung inne, so hat doch die Flüssigkeit die lebendige Kraft ihrer Bewegung; sie wird, ihrem Beharrungsvermögen folgend, so lange im Sinne der früheren Drehung des Ringes weiter strömen, bis auch die lebendige Kraft dieser nachläufigen Bewegung durch

[1]) Ewald, J. R.: Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden 1892.

[2]) Wittmaack, K.: Über Veränderungen im inneren Ohr nach Rotationen. Verhandl. d. dtsch. otol. Ges. Bd. 18, S. 150. 1909.

[3]) Mach, E.: Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen. Leipzig 1875.

[4]) Breuer, J.: Über die Funktion der Bogengänge des Ohrlabyrinthes. Med. Jahrb. 1874, H. 1. — Breuer, J.: Beiträge zur Lehre vom statischen Sinne (Gleichgewichtsorgan, Vestibularapparat des Ohrlabyrinthes). II. Mitt. Med. Jahrb. 1875, H. 1.

[5]) Brown, A. Crum: On the Sense of Rotation and the Anatomy and Physiology of the semicircular Canals of the internal Ear. Journ. of anat. and Physiol. Bd. 8, S. 327. 1874.

die Adhäsion aufgezehrt ist." Diesen Gedankengang weiter verfolgend, nimmt Breuer an, daß die Endolymphströmungen, welche durch die Drehung in den verschiedenen Bogengängen entstehen, verschieden stark sein müssen, weil in jedem Bogengang nur diejenige Komponente wirksam ist, die der Stellung der Ebene des Ringes zur Drehebene entspricht. Auch Crum Brown kommt in seiner Mitteilung zu derselben Auffassung. Zur Stützung seiner Theorie hat Breuer Experimente an Tauben mitgeteilt, welche zeigen, daß Endolymphströmungen in der Tat Reflexe auf den Kopf auslösen, ganz ähnlich denen, welche man bei der Rotation beobachten kann, und daß die Wirkungen gerade entgegengesetzt sind, je nachdem die Endolymphströmung ampullopetal (vom glatten Ende zur Ampulle) oder ampullofugal (von der Ampulle zum glatten Ende) stattfindet. So gelang es ihm öfters durch Einstechen einer Nadel und Herausziehen derselben aus dem horizontalen Bogengang entgegengesetzte Kopfbewegungen auszulösen: durch den Druck der Nadel entstand eine ampullopetale, durch ihre Entfernung und das damit verbundene Ausfließen der Endolymphe aus dem Einstichloch eine ampullofugale Strömung im horizontalen Bogengang. Weniger sichere Resultate bekam er durch Einführung feiner Kanülen in die Bogengänge und Aussaugen der Endolymphe durch ein damit verbundenes Kautschukröhrchen. Da Breuer seine Versuche an Tauben anstellte, wurden nur Kopfbewegungen gesehen; mit Recht weist er aber darauf hin, daß die bei anderen Tieren während und nach der Drehung auftretenden Augenreflexe diesen Kopfbewegungen gleichgestellt werden müssen.

Auf eine etwas andere Weise hat Högyes[1]) die Versuche von Breuer wiederholt. Nach Einführung einer fein ausgezogenen Glaskanüle in den perilymphatischen Raum von Kaninchen, so daß die Perilymphe in die Glaskanüle aufstieg, gelang es ihm, durch abwechselnde Blas- und Saugbewegungen entgegengesetzte Strömungen in der Perilymphe (und sekundär auch in der Endolymphe) hervorzurufen; die dabei auftretenden Augendeviationen waren von entgegengesetzter Richtung.

Während alle diese Versuche nur am horizontalen Bogengang ausgeführt wurden, gelang es Ewald in seinen bekannten Versuchen mit dem „pneumatischen Hammer" in den verschiedenen Bogengängen der Tauben abwechselnd ampullopetale und ampullofugale Endolymphströmungen hervorzurufen. Diese Versuche wurden erst ausgeführt, nachdem er an seinem sog. „Präparat der Brücke" (Freilegung des häutigen Bogenganges nach Entfernung des Knochens) gezeigt hatte, daß die Reizung des häutigen Bogenganges an sich keine Reflexe zur Folge hat.

Bei diesen Versuchen konnte Ewald feststellen, daß beim horizontalen Bogengang eine ampullopetale Endolymphbewegung eine größere Wirkung entfaltet als die ampullofugale, während die vertikalen Bogengänge gerade umgekehrt reagieren mit einer größeren Wirkung bei der ampullofugalen Strömung.

Es geht aber aus den Beobachtungen von Breuer hervor, daß man mit Schlüssen aus derartigen Versuche vorsichtig sein muß, wenn nicht hinterher das Labyrinth genau mikroskopisch untersucht wird: in vielen Fällen werden die Cupulae durch die starke Endolymphströmung abgerissen. Die Frage, welche auch jetzt immer wieder diskutiert wird, ist nun, ob unter physiologischen Umständen, wie bei den Drehversuchen an Tieren, in den sehr engen Bogengängen wirklich Endolymphströmungen auftreten können.

Mach meinte, auf Grund von Versuchen an Modellen die Möglichkeit derartiger Strömungen verneinen zu müssen und nahm an, daß das bloße Drehungs-

[1]) Högyes, A.: Über den Nervenmechanismus der assoziierten Augenbewegungen. Übersetzung von Martin Sugár. Urban u. Schwarzenberg 1913. (Siehe auch Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. 1912.)

moment (der Druck) des Bogengangsinhaltes ohne merkliche Strömung auf die Sinnesendstellen wirkt, „so wie etwa Druck die Tastnerven der Haut erregt". Breuer hat sich später dieser Meinung angeschlossen, welche in der letzten Zeit besonders auch von Biehl[1]) verteidigt worden ist. Mach führte seine Untersuchungen mit einem geschlossenen Glasröhrchen von der Größe und Form eines Bogenganges und mit einer entsprechenden Rinne in einer Messingplatte, welche mit Glas gedeckt war, aus und sah selbst bei raschen Drehungen niemals eine beträchtliche relative Drehung. Demgegenüber haben in den letzten Jahren Rossi[2]), Maier und Lion[3]), Rohrer[4]), Schilling[5]), Gaede[6]) u. a. aus ihren Modellversuchen den Schluß gezogen, daß auch in so engen Röhrchen, wie die Bogengänge, Strömungen beim Drehen entstehen können; Rossi konnte sogar beim Drehen bei seinen Versuchen an Haifischen und Maier und Lion bei ihren Versuchen an Tauben Strömungen in den Bogengängen selbst beobachten. Breuer hat im Gegensatz zu Mach und Crum Brown von jeher die Auffassung vertreten, daß die Sinnesendstellen der Bogengänge bei Drehung nach beiden Richtungen erregt werden. Er stellte sich vor, daß die entgegengesetzten Wirkungen von den ampullofugalen und ampullopetalen Strömungen (bzw. Druck) in ein und demselben Bogengang durch die Annahme erklärt werden können, daß derjenige Teil des Sinnesepithels, welcher kanalwärts gelegen ist, bei Reizung eine entgegengesetzte Wirkung ausübt als derjenige Teil, der nach dem Vestibulum gekehrt ist. Ewald nimmt an, daß im horizontalen Bogengang eine ampullopetale Endolymphströmung erregend und eine ampullofugale Strömung hemmend wirkt, während in den vertikalen Bogengängen gerade das Umgekehrte stattfindet.

In letzter Zeit hat Wittmaack[7]) eine ganz andere Hypothese über den Erregungsvorgang in den Bogengängen aufgestellt. Er nimmt an, daß Schwankungen im Entfaltungsgrad der Cuticulargebilde, welche durch Zu- oder Abströmen von Flüssigkeit längs präformierter Bahnen bedingt sind, hierbei eine große Rolle spielen. Er nimmt an, daß Abnahme der Entfaltungstendenz der Sinnesendstellen (vorübergehendes Überwiegen des endolabyrinthären über den endocuticulären Druck) eine Reaktion mit Nystagmus nach der gereizten Seite zur Folge hat und umgekehrt jede Erregung, die zu einer Zunahme der Entfaltungstendenz führt (vorübergehendes Überwiegen des endocuticulären über den labyrinthären Druck) eine Reaktion mit Nystagmus nach der entgegengesetzten Seite.

Für die Erklärung der Zu- bzw. Abnahme des endolabyrinthären Druckes beim Drehen sagt er wörtlich: „Wenn wir die anatomischen Verhältnisse berücksichtigen, besonders die Tatsache, daß die Cupula an einem Pol des Bogengang-Halb- bzw. Dreiviertelkreises gelegen ist, also unmittelbar an der Einmündungs-

---

[1]) Biehl, C.: Die auswirkenden Kräfte im Vestibularapparate. I. Im Selbstverlage des Verfassers. Juni 1919.

[2]) Rossi, G.: XII. Di un modello etc. Arch. di fisiol. Bd. 12, S. 349. 1914. — XVII. Sulla viscosità della endolinfa etc. Ebenda Bd. 12, S. 415. 1914. — XVIII. Sul comportomento della endolinfa etc. Ebenda Bd. 13, S. 335. 1915. — Rossi, G.: Considerazioni ed esperimenti sulla funzione etc. Arch. ital. di anat. e di embriol. Bd. 18, S. 1. 1921.

[3]) Maier, M., u. H. Lion: Experimenteller Nachweis der Endolymphbewegungen usw. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 187, S. 47. 1921.

[4]) Rohrer, F.: Zur Theorie der Drehreizung des Bogengangsapparates. Schweiz. med. Wochenschr. 1922, Nr. 27, S. 1.

[5]) Schilling, R.: Über die Strömung der Endolymphe im Vestibularapparat. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 110, S. 1. 1923.

[6]) Gaede, W.: Über die Bewegung der Flüssigkeit in einem rotierenden Hohlring usw. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 110, S. 6. 1923.

[7]) Wittmaack, K.: Über den Erregungsvorgang im Vorhofsbogengangsapparat. Verhandl. d. Ges. dtsch. Hals-, Nasen- u. Ohrenärzte I. Vers. Nürnberg 1921, S. 229.

stelle des Bogenganges in den erweiterten Utriculusraum, so muß von vornherein auf Grund rein theoretisch-physikalischer Erwägungen, die auch unser Physiker, Herr Geheimrat Wien, mir als zutreffend bestätigt hat, angenommen werden, daß jede gegen die Einmündungsstelle des Bogengangsrohres in den erweiterten Utriculusraum gerichtete Flüssigkeitsströmung an der Übergangsstelle des engeren in den erweiterten Raum eine vorübergehende endolabyrinthäre Drucksteigerung und jede von der Einmündungsstelle sich fortbewegende Flüssigkeitsströmung vorübergehend in diesem Bezirk eine Druckherabsetzung zur Folge haben muß. Daß diese theoretisch-physikalische Erwägung auch in der Tat zutrifft, läßt sich sowohl für die rotatorische als auch für die kalorische Strömung im Modellversuch deutlich demonstrieren."

Die Unrichtigkeit der Auffassung von Crum Brown und Mach, daß der nervöse Endapparat einer Ampulle nur bei Drehung nach einer Richtung erregt wird, hat Breuer experimentell nachgewiesen; Tauben, denen der Vestibularapparat einer Seite völlig exstirpiert war und welche nicht sehen konnten, reagierten mit Kopfbewegungen bei Drehung nach beiden Richtungen. Bei Versuchen an Säugetieren findet man genau dasselbe, es läßt sich bei diesen sehr leicht nachweisen, daß auch hier die von Ewald an Tauben gefundene Regel gilt: im horizontalen Bogengang übt eine ampullopetale Strömung eine viel stärkere Wirkung aus als eine ampullofugale. Man findet nämlich, daß nach rechtsseitiger Labyrinthexstirpation während einer Rechtsdrehung die Kopf- und Augendrehreaktion schwach (ampullofugale Strömung im intakten linken horizontalen Bogengang), während Linksdrehung stark ist (ampullopetale Strömung im linken horizontalen Bogengang). Für die Drehnachreaktionen mit entgegengesetzter Endolymphströmung gilt natürlich das Umgekehrte.

Eine ampullofugale oder ampullupetale Strömung im rechten horizontalen Bogengang hat die umgekehrte Wirkung einer gleichen Strömung im linken horizontalen Bogengang. Daher wird, wenn man bei Normalstellung eines Versuchstieres beide Gehörgänge gleichzeitig mit Wasser von gleicher Temperatur ausspritzt und beide Labyrinthe gleich reizbar sind, kein Nystagmus ausgelöst. Benutzt man nämlich Wasser, welches kälter ist als die Körpertemperatur des Versuchstieres, so tritt in beiden horizontalen Bogengängen eine ampullofugale Strömung auf; Benutzung von Wasser, das wärmer ist als die Körpertemperatur des Tieres, hat in den beiden Bogengängen eine ampullopetale Strömung zur Folge.

Hieraus geht ohne weiteres hervor, daß bei Rechtsdrehung von normalen Tieren während der Drehung oder bei Linksdrehung nach der Drehung, wobei im rechten horizontalen Bogengang eine ampullopetale, im linken eine ampullofugale Endolymphströmung entsteht, die Reaktionen hauptsächlich durch Reizung des rechten Labyrinths ausgelöst werden. Das linke Labyrinth verstärkt dabei diese Reaktionen, wirkt aber quantitativ schwächer. Natürlich gilt für die Erscheinungen während der Linksdrehung oder nach der Rechtsdrehung genau das Umgekehrte.

Nur nebenbei sei die Auffassung einiger Forscher [u. a. Maupetit[1])] erwähnt, daß auch die schnelle Phase des Drehnystagmus im peripheren Labyrinth entstehen sollte. Auf Grund des Auftretens eines vestibulären Nystagmus nach Fortnahme des zweiten Labyrinths bei einem vor einigen Tagen einseitig labyrinthektomierten Tier [Bechterew[2])] kann man das periphere Labyrinth als unerläßliche Auslösungsstelle der schnellen Phase ausschließen.

[1]) Maupetit, R. J. A.: Etude clinique etc. Thèse pour le doctorat. Bordeaux 1908.
[2]) Bechterew, W.: Ergebnisse der Durchschneidung des Nervus acusticus usw. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 30, S. 312. 1883.

Theorie über die Funktion der Otolithenapparate.

Wiewohl Breuer schon 1875 eine Einteilung in Bogengangs- und Otolithenreflexe aufstellte, ist dieses Problem jahrzehntelang nicht weiter gründlich verfolgt worden. Als Hauptgrund hierfür muß wohl die Tatsache betrachtet werden, daß das experimentelle Studium der Lagereflexe sehr vernachlässigt worden ist und eigentlich nur den Reflexen auf Drehung (Bogengangsreflexen) in der Physiologie und Klinik Interesse entgegengebracht wurde.

Die anatomische Struktur des Otolithenapparates, Sinnesepithel, bedeckt mit der spezifisch schweren Otolithenmembran, läßt dieses Sinnesepithel a priori besonders geeignet erscheinen, auf Druck oder Zug der bedeckenden Membran zu reagieren. Die meisten Forscher nehmen dementsprechend auch an, daß der Grad des Zuges oder des Druckes der Otolithenmembranen bei der Auslösung der Lagereflexe das wesentliche Moment darstellt, besonders weil die bis jetzt gefundenen experimentellen Tatsachen hiermit gut in Einklang zu bringen sind. Breuer[1]) meinte, daß für die Otolithenmembranen bestimmte Gleitrichtungen auf anatomisch präformierten Bahnen für das Sinnesepithel in Betracht kämen. Bis jetzt hat diese Theorie durch die histologischen und experimentellen Untersuchungen keine Stütze gefunden; nur in letzter Zeit neigt Lorente de Nó[2]) in einer vorläufigen Mitteilung wieder zu dieser Annahme, ohne nähere Gründe anzugeben.

Die folgende Theorie[3]) stützt sich auf experimentelle Untersuchungen, wobei in langjährigen Versuchen für die sämtlichen tonischen Labyrinthreflexe diejenigen Lagen des Kopfes im Raume festgestellt wurden, bei denen der betreffende Reflex sein Maximum und sein Minimum hat, und zwar sowohl bei einseitig labyrinthektomierten als bei normalen Tieren. Die sorgfältigen Messungen von de Burlet und Koster[4]) ermöglichten es dann zu untersuchen, ob bei den empirisch gefundenen Maximum- und Minimumstellungen die Maculae und Otolithenmembranen bestimmte kennzeichnende Lagen im Raume einnehmen. Die Lagebeziehungen können an nach den Messungen von de Burlet und Koster angefertigten Modellen anschaulich gemacht werden.

Diese Untersuchungen haben gezeigt, daß die verschiedenen früher beschriebenen Reflexe der Lage wirklich Labyrinth- und speziell Otolithenreflexe sind: sie verschwinden nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation oder nach Abschleuderung der Otolithenmembranen.

Zweitens wurde in Übereinstimmung mit der anatomischen Struktur des Otolithenapparates gefunden, daß bei jeder beliebigen Stellung des Kopfes im Raume ein bestimmter konstanter Reiz von jeder Otolithenmacula ausgeht und infolgedessen ein konstanter Reflex auftritt, d. h. der Reflex so lange bestehen bleibt, als eine bestimmte Lage des Kopfes im Raume beibehalten wird.

Drittens hat sich herausgestellt, daß, wie man erwarten konnte, wenn der Grad des Zuges oder Druckes der Otolithenmembranen wirklich das wesentliche Moment darstellt, bei maximalem und minimalem Zug oder Druck der Membranen auch wirklich maximale resp. minimale Reflexe auftreten. Die charakteristischen Lagen der Otolithenorgane im Raume, wobei die maximalen und minimalen Erregungen ausgelöst werden, findet man, wenn das betreffende Otolithenorgan horizontal steht und die Otolithenmembran an dem Sinnes-

[1]) Breuer, J.: Über die Funktion der Otolithenapparate. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 48, S. 195. 1891.

[2]) Lorente de Nó, R.: Observations sur les réflexes toniques oculaires. Travaux du laborat. de recherches biol. de l'univ. de Madrid Bd. 22, S. 143. 1924.

[3]) de Kleyn A. und R. Magnus: Über die Funktion der Otolithen I. und II. Mitt.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 186, S. 6 u. 61. 1921.

[4]) de Burlet, H. M., u. J. J. J. Koster: Zur Bestimmung des Standes der Bogengänge usw. Arch. f. Anat. (u. Physiol.) 1916, S. 59.

epithel hängt, bzw. auf das Epithel der Macula drückt[1]). Daher sind alle bis jetzt bekannten tonischen Labyrinthreflexe nur bei *einer* Stellung des Kopfes im Raume maximal und bei *einer* minimal stark. In bezug auf die einzelnen tonischen Labyrinthreflexe wurde bei Kaninchen das Folgende gefunden.

Tonische Labyrinthreflexe auf die Körpermuskeln.

a) Auf die Extremitäten.

Wie schon früher mitgeteilt wurde, beeinflussen die Labyrinthe den Tonus der Extremitätenmuskeln in der Weise, daß es nur eine Lage des Kopfes im Raume gibt, bei welcher der Tonus der Streckmuskeln in allen 4 Extremitäten maximal, und eine Lage, wobei derselbe minimal ist. In allen übrigen Lagen des Kopfes nimmt der Tonus der Streckmuskeln Zwischenwerte an. Die Maximalstellung ist bei allen Tierarten ungefähr die Rückenlage des Kopfes mit etwas über die Horizontale erhobener Mundspalte, während die Minimumstellung um 180° davon verschieden ist. Nach einseitiger Labyrinthexstirpation bleiben die Lagen des Maximums und Minimums unverändert. Jedes Laybrinth ist imstande, den Tonus der Extremitätenmuskeln auf beiden Seiten in der gleichen Weise zu beeinflussen.

Aus verschiedenen Untersuchungen, besonders auch aus den Arbeiten von Beritoff[2]) und Jonkhoff[3]) (Pikrotoxinvergiftung), hat sich herausgestellt, daß, wenn die Beugemuskeln der Extremitäten stark tonisiert sind, sich diese gerade umgekehrt wie die Streckmuskeln verhalten und daß z. B. bei Rückenlage mit maximalem Strecktonus der Beugetonus minimal ist und umgekehrt.

Nach Betrachtung eines Otolithenmodelles kann man nun ohne weiteres schließen, daß die tonischen Labyrinthreflexe auf die Extremitätenmuskeln von den Utriculusmaculae ausgehen müssen. In der Maximumstellung, d. h. bei Maximumeinfluß auf den Strecktonus, stehen die Utriculusmembranen horizontal und hängen an der Macula, während in der Minimumstellung dieselben ebenfalls horizontal stehen, dann aber auf die Macula drücken. Die Sacculusmaculae haben dabei keine typische Stellung und, wie auch aus den Erscheinungen nach einseitiger Labyrinthexstirpation hervorgeht, kommen dieselben als Auslösungsstelle dieser Reflexe nicht in Betracht. Nach einseitiger Labyrinthexstirpation ändert sich, wie oben beschrieben, das Maximum und Minimum für die tonischen Labyrinthreflexe auf die Extremitäten nicht. Dieses ist begreiflich, wenn man annimmt, daß die Reflexe in den Utriculus-maculae ausgelöst werden, da dieselben nahezu in einer Horizontalebene liegen; wären die Sacculusotolithen die Auslösungsstelle, so müßte nach einseitiger Labyrinthexstirpation eine Verschiebung der Maxima um nahezu 90° auftreten, wie man das auch wirklich bei den vertikalen kompensatorischen Augenstellungen und Labyrinthstellreflexen findet.

Bei den verschiedenen Versuchstieren selbst der gleichen Tierart findet man Variationen in der Lage der Maxima; diesen individuellen Variationen entsprechen aber ähnliche Variationen in der Lage der Utriculus maculae, wie de Burlet und Koster anatomisch nachgewiesen haben.

---

[1]) Bis jetzt noch nicht bewiesen für die rotatorischen kompensatorischen Augenstellungen.

[2]) Beritoff, S. J.: On the reciprocal innervation of tonic reflexes etc. Journ. of physiol. Bd. 49, S. 147. 1915. — Beritoff, S. J.: On the mode of origination of labyrinthine and cervical reflexes etc. Quart. journ. of exp. physiol. Bd. 9, S. 199. 1915.

[3]) Jonkhoff, D. J.: Beiträge zur Pharmakologie der Körperstellung usw. III. Mitt. Pikrotoxin. Acta oto-laryngol. Bd. 4, S. 265. 1922.

Der Einfluß auf die Beugemuskeln ist gerade umgekehrt. Der Beugetonus ist maximal bei drückenden und minimal bei hängenden Otolithenmembranen. Es läßt sich also in diesem Fall nicht mit Sicherheit entscheiden, ob das Maximum der Erregung im Maculaepithel bei hängender oder drückender Otolithenmembran vorhanden ist. Weil aber die Reflexe auf die Streckmuskeln (Stehmuskeln) die stärkeren (bei enthirnten Tieren meistens die allein wahrnehmbaren) sind und für die Statik des Tieres die größere Bedeutung haben, wird man es für wahrscheinlich halten dürfen, daß die Erregung der Maculae bei hängenden Otolithenmembranen am größten ist. Dieser Schluß wird dadurch gestützt, daß dieser Erregungsmodus sich für die Labyrinthstellreflexe und die vertikalen kompensatorischen Augenstellungen wirklich beweisen läßt.

b) Auf die Halsmuskeln.

Für die tonischen Labyrinthreflexe auf den Tonus der Nackenmuskeln galten im Prinzip dieselben Regeln wie für den Extremitätentonus. Auch hier findet man das Maximum dann, wenn das Tier sich in Rückenlage mit etwas über die Horizontalebene gehobener Mundspalte befindet und das Minimum bei einer um 180° hiervon verschiedenen Kopfstellung.

Während aber der Einfluß von je einem Labyrinth auf die Extremitätenmuskeln ein doppelseitiger ist, sind die tonischen Labyrinthreflexe auf die Nackenmuskeln einseitig. Infolgedessen sehen wir nach einseitiger Labyrinthexstirpation eine Kopfdrehung nach der Seite des entfernten Labyrinths, die sog. Grunddrehung, auftreten, d. h. nach rechtsseitiger Labyrinthexstirpation eine Kopfdrehung nach rechts und nach linksseitiger Labyrinthexstirpation eine Kopfdrehung nach links. Welche Muskeln oder besser gesagt, welche Gruppen von Muskeln hierbei eine Rolle spielen, ist bisher noch nicht erforscht worden.

Für die Lösung der Frage nach der Auslösungsstelle dieser Reflexe gilt genau dasselbe wie für das soeben unter a) Gesagte.

Die tonischen Labyrinthreflexe auf die Nackenmuskeln sind demnach Utriculusreflexe, die Maximumerregung für die Nackenheber und die Minimumerregung für die Nackenbeuger stellt sich ein bei horizontal liegenden Utriculusmaculae mit hängenden Otolithenmembranen, die Minimumerregung für die Nackenheber und die Maximumerregung für die Nackenbeuger bei horizontal liegenden Maculae und drückenden Otolithenmembranen. Bei den verschiedenen Kopfstellungen sind beim normalen Tier die beiden Muskelgruppen, welche Kopfdrehung nach der einen oder anderen Seite bewerkstelligen, immer beiderseits gleich stark, wiewohl bei den verschiedenen Kopfstellungen wechselnd, tonisiert, weil die beiden Utriculusmaculae stets den gleichen symmetrischen Stand im Raume einnehmen. Die nach einseitiger Labyrinth-, d. h. Utriculusexstirpation auftretende Grunddrehung ist wechselnden Grades, je nach der Stellung der intakten Utriculus-macula im Raume. Dieselbe ist maximal bei hängender, minimal bei drückender Otolithenmembran.

Labyrinthstellreflexe.

a) Asymmetrische Labyrinthreflexe.

Bei der Beantwortung der Frage, in welchem der Otolithenapparate die Labyrinthstellreflexe ausgelöst werden, ist die Tatsache ausschlaggebend, daß die Ruhelage des Kopfes, d. h. das Minimum des Labyrintheinflusses, nach rechts- und linksseitiger Labyrinthexstirpation nicht in derselben Ebene gefunden wird. Dadurch ist eine Auslösung in den Utriculus-maculae ausgeschlossen.

Außerdem kann man nach Versuchen nach einseitiger Labyrinthexstirpation mit Sicherheit nachweisen, daß, während bei maximaler Stärke der Labyrinthstellreflexe das Hauptstück der Sacculus-maculae horizontal liegt und die Otolithenmembran an dem Sinnesepithel zieht, bei minimaler Stärke die Sacculusmacula ebenfalls horizontal liegt, die Membran dagegen auf das Sinnesepithel drückt, die Utriculusmaculae aber beim Maximum und Minimum des Reflexes keine typische Stellung haben. Bei der Beschreibung der Labyrinthstellreflexe wurde nachgewiesen, daß z. B. nach rechtsseitiger Labyrinthexstirpation das Versuchstier bei den verschiedenen Stellungen des Rumpfes im Raume immer das Bestreben hat, den Kopf im Raume so zu halten, daß das linke Labyrinth sich oben, d. h. der Kopf sich ungefähr in rechter Seitenlage befindet. In dieser Seitenlage steht das Hauptstück der Sacculusmacula horizontal, die Otolithenmembran drückt auf das Sinnesepithel, und der Labyrinthstellreflex ist minimal. Wenn sich dagegen der Kopf in linker Seitenlage befindet und die Membran an der Macula hängt, ist der Labyrinthstellreflex maximal, das Tier unruhig, und der Stellreflex führt dann dazu, daß der Kopf in die Minimumstellung, also ungefähr in rechte Seitenlage gebracht wird.

Sind beide Labyrinthe vorhanden und befindet sich der Kopf beispielsweise in linker Seitenlage, so wird vom linken Sacculus ein starker Labyrinthstellreflex ausgelöst, welcher den Kopf bis zur Normalstellung führt, wobei die von den beiden Labyrinthen ausgelösten Labyrinthstellreflexe sich das Gleichgewicht halten.

Die asymmetrischen Labyrinthstellreflexe sind demnach Sacculusreflexe und werden im Sacculushauptstück ausgelöst[1]*). Das Maximum der Erregung geht von der Macula aus, wenn die Otolithenmembran horizontal steht und an der Macula hängt, das Minimum, wenn die Otolithenmembran horizontal steht, jedoch auf die Macula drückt.*

b) „Symmetrische" Labyrinthreflexe.

Aus später zu beschreibenden Versuchen geht hervor, daß die „symmetrischen" Labyrinthstellreflexe höchstwahrscheinlich Utriculusreflexe sind (siehe S. 1014).

Kompensatorische Augenstellungen.

Vertikalabweichungen.

Was das Maximum und Minimum anbetrifft, verhalten sich die Vertikalabweichungen genau so wie die Labyrinthstellreflexe. Wenn nach einseitiger Labyrinthexstirpation das intakte Labyrinth sich unten befindet, mit anderen Worten, wenn z. B. nach rechtsseitiger Labyrinthexstirpation der Kopf ungefähr 90° nach links gedreht ist, ist eine maximale Vertikalabweichung vorhanden. Der Einfluß ist minimal, die Vertikalabweichung sehr gering oder null, wenn das intakte Labyrinth sich oben befindet. Da die Maximumstellungen für die beiden Labyrinthe ungefähr 180° voneinander entfernt sind, so folgt hieraus, daß es sich auch bei den Vertikalabweichungen nicht um Utriculusreflexe, bei welchen wegen der Lage der Utriculus-maculae in derselben Ebene die Maximumstellungen identisch sein müßten, sondern um Sacculusreflexe handeln muß. Da außerdem der maximale Einfluß ausgeübt wird bei horizontal liegender Macula des Sacculushauptstückes mit hängender Otolithenmembran, der minimale Einfluß bei horizontal liegender Macula mit drückender Membran, kann man auch hieraus

[1]) Bekanntlich besteht die Sacculus-macula aus zwei Teilen, dem sog. Hauptstück und dem kleinen sog. Dorsallappen (DE BURLET), welch letzterer bei Meerschweinchen einen Winkel von $\pm 130°$ mit dem Hauptstück bildet. Der Dorsallappen wird vom N. utricularis, das Hauptstück vom N. saccularis, innerviert. Wenn oben vom Sacculus die Rede ist, wird immer das Hauptstück gemeint.

den Schluß ziehen, daß die Vertikalabweichungen der Augen Sacculusreflexe sind und daß die Maximumerregung von der Macula ausgeht, wenn die Otolithenmembran an dem Sinnesepithel hängt. Bei der Durchsicht der verschiedenen Drehungskurven vom Kaninchenauge (S. 901, Abschnitt: Funktion der Bogengangs- und Otolithenapparate bei Säugern) stellt sich weiter heraus, daß auch in den verschiedenen Zwischenstellungen die Vertikalabweichungen auf die Stellungen der Sacculus-maculae zurückgeführt werden können. Bei Drehung I um die bitemporale Achse, wobei die beiden Sacculi in symmetrischer Lage bleiben, sind die Vertikalabweichungen äußerst gering. Bei Drehung II um die occipitonasale Achse zeigt die Kurve eine deutliche Asymmetrie, wie man sie auch wegen der Schrägstellung der Sacculi gegen die Medianebene erwarten muß. Dieselbe Asymmetrie konnte Fleisch[1]) bei seiner Untersuchungsmethode nachweisen. Bei Drehung III (Ausgangsstellung: linke Seitenlage, rechtes Auge oben, Drehung um die ventrodorsale Achse; Richtung der Drehung: Schnauze nach unten) wäre ebenfalls eine Asymmetrie der Kurve zu erwarten; diese tritt aber auf dem abgebildeten Beispiel nicht deutlich hervor.

Raddrehungen.

Bei den Raddrehungen wird das Maximum erreicht, wenn der Kopf mit der Schnauze ungefähr vertikal nach oben oder vertikal nach unten gerichtet ist. Im ersten Falle zeigen die Augen die größte Raddrehung mit dem oberen Corneapol nasalwärts, im zweiten Falle die größte Rollung mit dem oberen Corneapol temporalwärts. Wird ein Labyrinth entfernt, so ändern sich die obengenannten Maximumstellungen nicht. Hieraus kann man schließen, daß die Auslösungsstellen in beiden Labyrinthen nahezu in einer Ebene liegen müssen und daß also die Sacculushauptstücke außer Betracht bleiben. Wenn man weiter von dem oben erwähnten Gedankengang ausgeht, daß bei den Maximum- und Minimumstellungen die reflexauslösenden Otolithen horizontal stehen müssen, so kommen die Utriculus-maculae ebensowenig in Betracht. Von welcher Stelle im peripheren Labyrinth die kompensatorischen rotatorischen Augenstellungen ausgehen, bleibt daher bisher noch unbekannt. In der Stellung „Kopf oben" und „Kopf unten" hat keine der Otolithenmaculae die typische Horizontalstellung. Die früher von uns geäußerte Hypothese, daß hierfür die sog. Dorsallappen der Sacculusmaculae, welche ungefähr in einer Ebene liegen, in Betracht kämen, ist nach den neueren anatomischen Untersuchungen von de Burlet und de Haas[2]) nicht mehr aufrechtzuerhalten.

Vielleicht wird man der Lösung dieser Frage näher treten können, wenn es möglich sein wird, nicht nur die Abhängigkeit der Stellung des *Auges* von den Labyrinthen, sondern auch den Einfluß der Stellung des Kopfes (d. h. der Labyrinthe) im Raume auf jeden einzelnen Augen*muskel* exakt zu messen. Die früher genannte Mitteilung von Lorente de Nó gibt einen Hinweis in dieser Richtung.

Während nun bei Tieren mit seitlich stehenden Augen, z. B. Kaninchen, bei den verschiedenen Kopfstellungen, welche durch Drehen um die sagittale Achse erreicht werden, Vertikalabweichungen und bei denen, welche durch Drehen um die bitemporale Achse erreicht werden, Raddrehungen auftreten, erfolgt bei Tieren mit frontal stehenden Augen (wie Affe, Katze usw.) gerade das Umgekehrte. Wiewohl von letzteren Tierarten nur der Affe systematisch

[1]) Fleisch, A.: Tonische Labyrinthreflexe auf die Augenstellung. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 194, S. 554. 1922.

[2]) de Burlet, H. M. u. J. H. de Haas: Stellung der Maculae acusticae im Meerschweinchenschädel. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 68, S. 177. 1923.

qualitativ untersucht worden ist, ist es doch aus Analogie mit dem oben bei Kaninchen Gefundenen sehr wahrscheinlich, daß bei Affen usw. die rotatorischen, kompensatorischen Augenstellungen in den Maculae der Sacculushauptstücke ausgelöst werden, während bis jetzt nicht entschieden werden kann, welcher Teil des Labyrinths als Auslösungsstelle der Vertikalabweichungen betrachtet werden muß. Die bis jetzt bei Menschen für die kompensatorischen Raddrehungen gefundenen Resultate stimmen hiermit überein.

Wie schon mitgeteilt, gründet sich das oben Gesagte auf Schlüsse, welche aus experimentellen Befunden gezogen werden. Quix[1]) hat gerade den umgekehrten Weg eingeschlagen: Er meint aus rein theoretischen Gründen, während eigene experimentelle Erfahrungen vollkommen fehlen, daß der *Druck* bei den tonischen Labyrinthreflexen das wesentliche Moment darstellt und daß daher die Stärke der Reflexe maximal bei drückenden und minimal bei hängenden Otolithenmembranen sein muß; also gerade das Umgekehrte von der oben mitgeteilten Auffassung. Für die Erklärung experimenteller Tatsachen, welche seiner Theorie widersprechen, werden Hilfshypothesen aufgestellt. Schon früher wurde auf die Unhaltbarkeit dieser Theorie hingewiesen[2]), auch die letzte Replik von Quix hat unseres Erachtens keine neuen Gesichtspunkte eröffnet. Für Einzelheiten muß auf die Originalarbeiten verwiesen werden.

Über den Erregungszustand der Otolithenmaculae und Bogengangscristae[3]).

Wenn man nach der Methode von Wittmaack die Otolithenmembranen abschleudert, bleibt das Sinnesepithel der Maculae an Ort und Stelle. Tiere, welche nach dieser Methode vorbehandelt sind, eignen sich darum besonders zur Lösung der Frage, ob von dem Sinnesepithel der Maculae, auch ohne Otolithenmembranen, konstante Reize ausgehen. Nur muß man, um den eventuellen Reizzustand der Maculae infolge des Zentrifugierens abklingen zu lassen, nach dem letzteren Eingriff mehrere Tage warten, bevor man die Versuche anstellt.

Es hat sich nun herausgestellt, wenn man bei einem Versuchstier, bei welchem alle vier Otolithenmembranen abgeschleudert sind, durch Einspritzen von Cocain ins Mittelohr das eine, z. B. das rechte, Labyrinth vorübergehend ausschaltet, infolge des noch anwesenden Sinnesepithels an der linken Seite asymmetrische Erscheinungen tonischer Art (Kopfdrehung nach der rechten Seite, Augendeviation mit dem rechten Auge nach unten, dem linken nach oben) auftreten, genau wie bei normalen Tieren nach rechtsseitiger Labyrinthexstirpation: nur mit dem Unterschied, daß die Erscheinungen bei den zentrifugierten und einseitig mit Cocain eingespritzten Tieren immer die gleichen sind und sich nicht ändern bei Änderung der Stellung des Kopfes im Raume. Es muß also wohl angenommen werden, daß auch vom membranlosen Sinnesepithel der Maculae konstante Erregungen ausgehen, daß jedoch die Otolithenmembranen den Erregungszustand je nach der Stellung des Kopfes im Raume (durch den wechselnden Zug, resp. Druck auf das Sinnesepithel) ändern. Nach dem früher Gesagten würden dann diese konstanten Reize durch Zug verstärkt, durch Druck vermindert werden.

Bei diesen Cocainversuchen kam auch eine andere merkwürdige Erscheinung zur Beobachtung. Wenn nach Einspritzung des Cocains ins Mittelohr die Augen-

[1]) Quix, F. H.: Siehe für die ganze Literatur von Quix: Die Otolithenfunktion in der Otologie. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 8, S. 516. 1924.

[2]) de Kleyn, A. u. Magnus, R.: Über die Funktion der Otolithen. III. Mitt. usw. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 194, S. 407. 1922.

[3]) Magnus, R. u. de Kleyn, A.: Ci further contribution concerning the function of the otolithic apparatus usw. Proc. Kon. Acad. v. Wetensch. Amsterdam Bd. 25, S. 256. 1922; Bd. 37, S. 201. 1924.

deviation und Grunddrehung sich entwickelt hatten, dauerte es immer einige Zeit, bevor ein Augennystagmus auftrat. In Anbetracht dessen, daß wir, wie oben gezeigt wurde, die Augendeviation und Kopfdrehung als durch eine Lähmung des Sacculus bzw. Utriculus verursacht betrachten müssen, lag es auf der Hand, den Augennystagmus als Symptom einer Lähmung der Bogengänge aufzufassen. Bei Einspritzung von Cocain ins Mittelohr normaler Meerschweinchen hat sich nun tatsächlich gezeigt, daß in Übereinstimmung mit den anatomischen Verhältnissen[1]) die Lähmung des Labyrinths schrittweise vor sich geht und daß dabei die Ausschaltung in der Reihenfolge Sacculus → Utriculus → Bogengänge stattfindet.

Lähmung des Sacculus hat einseitige Aufhebung der „asymmetrischen" Labyrinthstellreflexe und vertikale Augendeviation zur Folge, wie gemäß der Auffassung, daß im Sacculus die „asymmetrischen" Labyrinthstellreflexe und Vertikalabweichungen ausgelöst werden, zu erwarten war.

Lähmung des Utriculus verursacht eine Grunddrehung nach der eingespritzten Seite, ebenfalls in Übereinstimmung mit der oben mitgeteilten Funktion der Utriculus-maculae.

Lähmung der Bogengänge wird begleitet von einem Nystagmus mit der schnellen Komponente nach der nicht eingespritzten Seite. Im Anfang der Bogengangslähmung sind horizontale Augendrehreaktionen nicht mehr auslösbar, wohl aber die vertikalen und rotatorischen, was darauf hinweist, daß der horizontale Bogengang eher gelähmt wird als die vertikalen.

Wenn hingegen nach einseitiger Labyrinthexstirpation ins Mittelohr der intakten Seite Cocain eingespritzt wird, so verschwinden auch schrittweise die asymmetrischen Erscheinungen der einseitigen Labyrinthexstirpation, und zwar so, daß auch hierbei zuerst eine Lähmung des Sacculus, dann des Utriculus und schließlich der Bogengänge der intakten Seite eintritt.

Bei den einseitigen Cocainversuchen an normalen Tieren sind noch einige prinzipiell wichtige Tatsachen zutage getreten.

a) In dem Stadium, in welchem nur der Sacculus und Utriculus gelähmt sind, die Bogengänge jedoch noch gut funktionieren, was durch die Auslösbarkeit der verschiedenen Augendrehreaktionen und eines normalen Kaltwassernystagmus bewiesen wird, tritt kein spontaner Nystagmus auf. Der spontane Nystagmus nach Lähmung eines Labyrinths ist also kein Otolithen-, sondern ein Bogengangssymptom.

b) Im Stadium der isolierten Sacculuslähmung sind die „symmetrischen" Labyrinthstellreflexe noch normal vorhanden. Diese verschwinden erst, wenn auch der Utriculus gelähmt ist und werden also höchstwahrscheinlich in den Utriculus-maculae ausgelöst.

c) Die typische Wendung des Kopfes nach einseitiger Labyrinthausschaltung nach der gelähmten Seite fällt zeitlich zusammen mit dem Auftreten der Bogengangslähmung und ist also im Gegensatz zur Grunddrehung auf die Bogengangsfunktion der intakten Seite zurückzuführen.

Zum Schluß geht aus diesen Versuchen hervor, daß nicht nur den Maculae die Eigenschaft zugeschrieben werden muß, konstante Reize hervorzubringen, sondern daß dieselbe Eigenschaft auch dem Sinnesepithel der Bogengangscristae innewohnt.

Dieser konstante Erregungszustand der Maculae wechselt je nach dem Zug bzw. Druck der Otolithenmembranen, derjenige der Cristae ändert sich durch mechanische Einflüsse bei Bewegungen bzw. Beschleunigungen des Kopfes.

[1]) de Burlet, H. M.: Der perilymphatische Raum des Meerschweinchenohres. Anat. Anz. Bd. 53, S. 302. 1920.

Anhang.

Geotropismus bei Pflanzen.

Von

L. Jost

Heidelberg.

Mit 4 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Pfeffer: Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Bd. II. Leipzig 1904. — Pringsheim, E.: Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin 1912. — Fitting: Die Tropismen. Handwörterb. d. Naturwiss. *Reizerscheinungen*. Jena 1913. — Benecke-Jost: Pflanzenphysiologie. 4. Aufl. Bd. II. Jena 1923. — Christiansen: Bibliographie des Geotropismus. Mitt. Inst. allg. Botanik in Hamburg Bd. 2 ff. 1917 ff.

Die festsitzenden Pflanzen zeigen in der Regel eine bestimmte Orientierung ihrer Glieder im Raum, und sie kehren zum mindesten mit den wachsenden Spitzen durch Krümmungen in eine solche „Ruhelage" zurück, wenn sie zuvor aus ihr herausgebracht waren. Irgendwelche Eigenschaften der Umwelt müssen sie dabei dirigieren. Es hat sich gezeigt, daß vor allem die *Schwerkraft* zu derartigen Orientierungsbewegungen führt; man nennt diese dementsprechend *„geotropische Bewegungen"* und schreibt der betreffenden Pflanze *„Geotropismus"* zu, d. h. die Fähigkeit, auf die Schwerkraft mit solchen Bewegungen zu reagieren. Neben der Schwerkraft ist dann das Licht wichtig, das bei einseitiger Einwirkung zu *phototropischen* Bewegungen führt (Siehe Bd. 12).

Zunächst beanspruchen die *orthotropen* Organe Interesse, die sich *in die Richtung der Schwerkraft einstellen* und entweder, wie die *positiv* geotropischen Hauptwurzeln in der Richtung zum Erdmittelpunkt hin wachsen oder, wie die *negativ* geotropischen Hauptsprosse, vom Mittelpunkt der Erde wegwachsen.

Wird eine *Wurzel* aus der Ruhelage herausgebracht, also z. B. horizontal gelegt, und ist für günstige Lebensbedingungen, vor allem also die nötige Feuchtigkeit und Temperatur gesorgt, so erfolgt ihr Wachstum in den nächsten Stunden nicht geradlinig, sondern es tritt auf der Oberseite eine stärkere Verlängerung ein als auf der Unterseite (Abb. 226). Da das Wachstum auf wenige Millimeter hinter der Spitze beschränkt ist, so vollzieht sich diese Krümmung dicht hinter der Spitze und sie hört auf, wenn die Spitze selbst wieder in die Ruhelage, also in die Lotlinie, eingerückt ist. Am horizontal gelegten *Keimsproß* dagegen tritt vermehrtes Wachstum auf der Unterseite ein (Abb. 227). Hier ist die Wachstumszone ausgedehnter, umfaßt mehrere Zentimeter oder gar Dezimeter, und dementsprechend ist der Krümmungsbogen flacher. Daß diese positive und die negative geotropische Krümmung rein *maschinenmäßig* erfolgen, erkennt man daraus, daß auch Wurzeln und Sprosse, die an der Spitze festgehalten werden, die gleiche Seite im Wachstum

fördern wie solche mit beweglicher Spitze und fester Basis; und bei solchen Organen kommt es dann zu einer inversen Orientierung: die Wurzel krümmt sich so lange, bis ihre Basis nach unten, der Stamm, bis seine Basis nach oben zeigt.

Der Geotropismus ist aber nicht auf die genannten Organe beschränkt, vielmehr findet er sich auch bei niedriger organisierten Pflanzen und kann dementsprechend auch schon an Einzelzellen auftreten, z. B. an Fruchtträgern der Mucorineen oder Internodienzellen von Characeen (negativ) oder an den Wurzelhaaren von Lebermoosen und Characeen (positiv). Außerdem gibt es viele Organe,

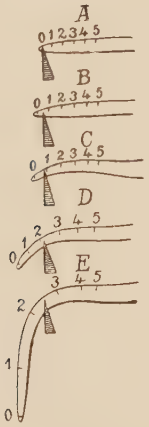


Abb. 226. Wurzelspitze einer Bohne, bei *A* mit Marken im Abstand von 2 mm versehen und horizontal gelegt. *B* eine Stunde später, *C* nach 2, *D* nach 7, *E* nach 23 Stunden. (Annähernd natürl. Größe; nach Sachs.)

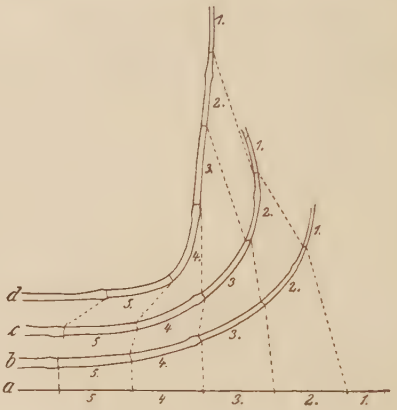


Abb. 227. Stengel einer Pflanze mit Marken versehen und horizontal gelegt. Zone *I* 5 cm, alle anderen 10 cm lang. *b* nach $3^1/_4$ Stunden *c* nach $5^1/_2$ Stunden, *d* etwa 24 Stunden später. (Etwa $^1/_{10}$ natürl. Größe; nach Sachs.)

die ebenfalls geotropisch reagieren, aber ihre Ruhelage nicht in der Richtung des Erdradius finden; auf solche *plagiotrope* Organe soll zum Schluß noch eingegangen werden; einstweilen beschränken wir uns ganz auf die *Orthotropen*.

Im allgemeinen sind demnach die geotropischen Krümmungen auf die *wachsende* Zone der Pflanzen beschränkt. Es gibt aber auch Ausnahmen, die hier nur kurz genannt sein sollen. Manche Organe, die unter gewöhnlichen Bedingungen ausgewachsen sind, nehmen bei geotropischer Reizung von neuem das Längenwachstum auf, so z. B. die Knoten der Grasstengel. Auch „ausgewachsene" Zweige von Dikotylen können Krümmungen ausführen, die hier wahrscheinlich irgendwie vom Cambium veranlaßt werden. Endlich können auch, freilich nur bei Blattpolstern, ausgewachsene Zellen durch Veränderung ihres *Turgordruckes* geotropische Krümmungen ausführen. Im Gegensatz zu den Wachstumsbewegungen können solche Turgorkrümmungen wieder rückgängig gemacht werden.

1. Die Schwerkraft Ursache der geotropischen Krümmung.

Zunächst ist der Nachweis zu führen, daß wirklich die Schwerkraft die Ursache der Richtung so vieler Pflanzenteile ist. Man kann darauf hinweisen, daß außer der Schwerkraft keine andere Kraft bekannt ist, die auf der ganzen Erde in gleichem Sinne wirkt, also bei unsern Antipoden genau so wie bei uns, auch im Dunkeln wie am Licht, in trockener Luft ebenso wie in feuchter. Allein, da wir Menschen die Schwerkraft nicht direkt wahrzunehmen vermögen, ist eine solche Argumentation wenig überzeugend. So war denn erst ein von Knight (1806)[1]) ausgeführter Versuch eindrucksvoll. Knight ließ Keimlinge auf einem

[1]) Knights Abhandlung ist in Ostwalds Klassikern Nr. 62 abgedruckt.

Rad keimen, das sich mit ansehnlicher Geschwindigkeit um eine horizontale Achse drehte. Da eine *einseitige* Einwirkung der Schwerkraft nicht erfolgen konnte, die Keimlinge aber jetzt einer einseitig angreifenden Zentrifugalkraft ausgesetzt waren, so trat wiederum eine bestimmte Orientierungsbewegung auf: die Wurzeln wandten sich nach außen, die Sprosse nach innen, beide stellten sich in den Radius des Rades ein. In einer zweiten Versuchsreihe wurde ein Rad mit vertikaler Achse verwandt, auf dem also die Keimlinge der *kombinierten* Wirkung der Schwerkraft und der Zentrifugalkraft ausgeliefert waren. Sie nahmen Stellungen ein, die man aus dem Kräfteparallelogramm errechnen kann; waren Schwerkraft und Zentrifugalkraft gleich groß, so wuchsen die Wurzeln unter 45° nach außen und unten, die Sprosse unter 45° nach oben und innen. Diese Knightschen Versuche zeigen also, daß Schwerkraft und Zentrifugalkraft von der Pflanze nicht unterschieden werden. Das war zu erwarten, weil sie auch physikalisch gleich wirken: beide verleihen den Körpern eine Beschleunigung. Von Sachs[1]) endlich rührt die Methode her, die Pflanzen *langsam* durch ein Uhrwerk (*Klinostat*) rotieren zu lassen. Dann fallen die Schleuderkraftbewegungen weg und die einseitige Schwerewirkung ist aufgehoben, die Pflanze wächst also auf dem Klinostaten ohne Krümmung in beliebiger Richtung weiter.

2. Reizdauer.

Auch bei schnell reagierenden Objekten vergeht doch immer eine *meßbare* Zeit (*Reaktionszeit*)[2]), etwa 10—80 Minuten (doch auch weniger oder mehr), bis ein horizontal gelegtes Organ eine eben sichtbare Krümmung aufweist. Es ist aber gar nicht nötig, den Schwerereiz die ganze Reaktionszeit hindurch wirken zu lassen; vielmehr genügt eine sehr viel geringere Zeit (*Präsentationszeit*), um *nachträglich*, nach Ablauf der Reaktionszeit, eine eben wahrnehmbare Krümmung herbeizuführen. Das Objekt wird dabei nach Abschluß der geotropischen Reizung entweder wieder vertikal gestellt oder noch besser, auf den Klinostaten gebracht. Die Größe beider Zeiten läßt sich auch bei einer bestimmten Pflanzenart nicht ohne weiteres angeben, weil sie einmal von äußeren Einflüssen sehr stark abhängt und zweitens auch von genotypischen Verhältnissen des Pflanzenmaterials, wie auch von äußeren Einflüssen bei der Entwicklung der Samen beeinflußt wird. Tröndle[3]) hat aber gezeigt, daß ein gewisser Zusammenhang zwischen Präsentationszeit und Reaktionszeit besteht, die Reaktionszeit ist gleich der Präsentationszeit plus einer Konstanten.

Hatte man anfangs bei der Aufstellung des Begriffes „Präsentationszeit" geglaubt, damit wirklich die untere Grenze für die Dauer eines wirksamen Reizes gefunden zu haben, so ergab sich doch bald, daß auch Schwerereize unter Präsentationszeitlänge nicht einflußlos seien, wenn sie nur in passenden Intervallen sich wiederholen[4]). Es muß also auch der *unterschwellige* Einzelreiz eine Veränderung in der Pflanze hervorgerufen haben, die weit über seine Wirkungsdauer hinaus nachklingt, und die durch eine zweite und die darauf folgenden gleichsinnigen Reizungen allmählich so verstärkt wird, daß eine sichtbare Reaktion, eine geotropische Krümmung resultiert. Der unterschwellige Reiz klingt aber mit der Zeit aus, und wenn die Pausen zwischen den Einzelreizen 12—50 mal so groß wie die Reize selbst sind, erfolgt keine Reaktion mehr.

---

[1]) Sachs: Arb. a. d. botan. Inst. Würzburg Bd. 2, S. 209. 1879.
[2]) Czapek: Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 27, S. 269. 1895. — Bach: Ebenda Bd. 44, S. 57. 1907.
[3]) Tröndle: Neue Denkschr. d. schweiz . naturf. Ges. Bd. 51, S. 1. 1915.
[4]) Fitting: Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 41, S. 221. 1905.

Wenn demnach auch Reize unter Präsentationszeitgröße wirksam sind, so verliert der Begriff Präsentationszeit seine Schärfe. Was eine eben gerade noch sichtbare Krümmung ist, die doch zur Bestimmung der Präsentationszeit gehört, läßt sich objektiv nicht feststellen. Mit Hilfe des Mikroskops läßt sich eine Krümmung früher erkennen, als mit bloßem Auge. An sich hat also heute die Bestimmung der Präsentationszeit kein Interesse mehr. Lediglich insofern, als sie ein Maß für die Größe der Reizung ist, verdient sie Beachtung. Und in diesem Sinne ist es ganz gleichgültig, *wie groß* die zur Bestimmung der Präsentationszeit benutzte Krümmung ist; sie muß nur stets *gleich* groß sein.

Läßt man, mit der Dauer der Präsentationszeit beginnend, Keimlinge immer länger horizontal liegen und bringt sie dann auf den Klinostaten, so zeigt sich, daß zwar die Krümmung stets nach derselben Zeit erfolgt, die Reaktionszeit also durch längere Reizung *nicht* verkürzt wird, wohl aber daß die Größe der Krümmung eine zeitlang zunimmt. Indes wird die Krümmung nicht proportional mit der Reizdauer verstärkt, sondern sie erreicht bald ihr Maximum.

3. Intensität des Reizes.

Da man die Schwerkraft durch die Zentrifugalkraft ersetzen kann, besteht die Möglichkeit, nicht nur die Dauer, sondern auch die Intensität des Reizes zu variieren. Es können ebensowohl Reize unter Schweregröße (g), wie solche, die das Mehrhundert- und Tausendfache von g betragen, zur Anwendung kommen. Eine Schädigung oder gar eine Tötung der Pflanze durch solche starke Schleuderwirkung tritt bei nicht zu langer Einwirkung nicht auf. Es ergibt sich das Gesetz, daß die Reizdauer um so kürzer sein kann, je höher die Intensität ist. Das Produkt aus Reizdauer und Reizgröße (das man die „*Reizmenge*“ nennt), ist also eine Konstante (*Reizmengengesetz*)[1]).

Dieses Gesetz hat beschränkte Gültigkeit. Solange man freilich Reizmengen einwirken läßt, die den Wert einer Präsentationszeitreizung haben, sind die Grenzen offenbar sehr weite, wenn aber größere Reizmengen einwirken, muß es bald versagen, da ja schon bei Reizung mit 1 g der Reizerfolg, wie schon bemerkt, nicht der Reizdauer proportional ist. Bei hohen Schleuderkräften kommt aber, wenigstens bei Wurzeln[2]), noch etwas anderes hinzu. Der Effekt der anfangs zur Wirkung gekommenen kleinen Reizmenge wird wieder aufgehoben, die Wurzelspitze bleibt z. B. bei einstündiger Reizung mit 500 g gerade. Erst bei noch längerer Reizdauer (2—3 St.) tritt eine positiv geotropische Krümmung an der Spitze auf. Die älteren Zonen der Wachstumsregion dagegen verhalten sich ganz anders; sie machen auf höhere Schleuderkräfte *negative* Krümmungen, lange ehe die Spitze die positive ausführt.

4. Richtung des Reizes.

Bisher wurde vorausgesetzt, daß die dem Schwerereiz exponierten Organe horizontal zu legen seien, so daß also ihre Achse mit der Schwerkraft einen Winkel von 90° bildet. Allein *jede* Abweichung von der Vertikalstellung, wenn sie auch nur einen halben Grad beträgt, führt zur geotropischen Krümmung. Die schräg angreifenden Kräfte wirken im Verhältnis des *Sinus*[3]) ihres Angriffswinkels. Wird also ein Organ abwechselnd von zwei antagonistischen Seiten her unter verschiedenen Winkeln gereizt, so bleibt es nur dann gerade, wenn die Produkte aus dem Sinus der Einfallswinkel und der Reizdauer gleich sind, wenn also die unter größerem Winkel erfolgende Einwirkung entsprechend kürzer dauert. Es gilt also auch hier das *Reizmengengesetz*.

[1]) Maillefer: Proc. verb. Soc. Vand. sc. nat. Bd. 17, II. 1909. — Rutten-Pekelharing: Rec. trav. bot. néerl. Bd. 7. 1910.

[2]) Jost u. Stoppel: Zeitschr. f. Botanik Bd. 4, S. 206. 1912. — Jost u. Wissmann: Ebenda Bd. 16, S. 177. 1924.

[3]) Fitting: Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 41, S. 221. 1905.

Da die *Schwerkraft* bei anderer Einwirkungsrichtung nicht geändert wird, wohl aber der *Druck*, den sie auf das Organ ausübt, und zwar dieser ebenfalls im Verhältnis des Sinus des Winkels, so wird man schließen müssen, daß es sich bei der Schwerkraft um *Druckwirkung* handeln muß. Zu einer geotropischen Krümmung kommt es also immer dann, wenn eine Längslinie des Organs einen Schweredruck auszuhalten hat oder wenn der auf ihr lastende Schweredruck *größer* ist, als der auf anderen Längslinien liegende. Ein solcher Druck muß im Innern der Zellen zur Geltung kommen, wenn ein Organ aus der Ruhelage gebracht wird. Es sei Abb. 228 ein Querschnitt eines zylindrischen Organs, in dem die 4 Kreise je eine Zelle darstellen. In *b* und *d* wirkt die Schwerkraft parallel zur Tangente des Organs, und diese Zellen zeigen keinerlei geotropische Reaktion, in *a* und *c* wirkt der Druck im Radius, und zwar in *a* nach *innen* zu, in *c* nach außen. Nur in diesem Fall erfolgt eine geotropische Reaktion, so zwar, daß die Zelle *a* im *ganzen langsamer* wächst als bisher, während *c* im *ganzen schneller* wächst als zuvor. Es liegen also beim Geotropismus wesentlich andere Verhältnisse vor als beim Phototropismus[1]). Dort konnte Blaauw mit nicht zu leugnendem Erfolg die Möglichkeit erörtern, daß die tropistischen Krümmungen *nur* dadurch zustande kommen, daß zwei Flanken eines Organs infolge ungleicher Beleuchtung verschieden schnell wachsen. Jede Flanke wächst dabei so, wie das ganze Organ wachsen würde, wenn es überall die betreffende Beleuchtung erhielte. Beim Geotropismus dagegen wirkt der Außenfaktor in allen Zellen der Pflanze in gleichem Sinne und in gleicher Stärke. Die Krümmung kommt dadurch zustande, daß die Pflanze auf Druckwirkungen in verschiedener Richtung ganz ungleich anspricht.

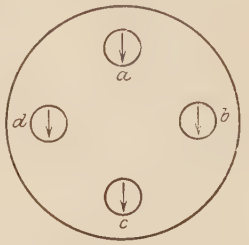


Abb. 228. Erklärung im Text.

Wenn auch geotropische Krümmungen nur durch Schwerewirkung, die mit der Längsachse einen Winkel bildet, zustande kommen können, so ist doch eine in der Längsrichtung wirksame Schwerkraft nicht ohne Einfluß. Vielmehr hat sich gezeigt, daß eine solche Längskraft, insbesondere wenn sie größer ist als die Schwerkraft, die Empfindlichkeit für die *einseitige* Schwerewirkung herabsetzt. Wenn eine Längskraft von genügender Intensität einwirkt, erfolgt schließlich durch gleichzeitige einseitige Schwerewirkung *keinerlei Krümmung* mehr. Die Längskraft wirkt also hemmend, abstumpfend[2]). In Wurzeln kann aber durch eine invers angreifende Längskraft eine *größere* Empfindlichkeit für die Querkraft entstehen[3]).

Ob auch sonst beim Geotropismus wie bei anderen Reizerscheinungen eine Abstumpfung, eine Ermüdung, eintreten kann, ist noch nicht klar. Wird der Reiz durch eine quer angreifende Kraft, die dauernd auf eine andere Kante übergeht, ausgeübt, so konnte kein Einfluß auf eine vorausgehende oder nachfolgende einseitige Reizung beobachtet werden. Werden aber zwei geotropische Reize antagonistisch auf zwei opponierten Flanken ausgeübt, so kommen nicht einfach ihre Differenzen zur Geltung, sondern es tritt eine Beeinflussung ein, derart, daß die beiden Reize stets im *gleichen Verhältnis* zueinander stehen müssen, wenn ein bestimmter Erfolg eintreten soll (Webersches Gesetz).

5. Analyse des Reizvorganges.

a) *Reizwirkung.* Daß die Schwerkraft nicht rein mechanisch, sondern als Reiz wirkt, ist klar. Wohl könnte man beim positiven Geotropismus an ein Herabsinken der weichen Pflanzenteile unter ihrer eigenen Last denken, und man hat auch lange Zeit so gedacht. Gewisse schon vor rund 100 Jahren ausgeführte Versuche haben aber bewiesen, daß das nicht zutrifft. 1829 hat Pinot gezeigt, daß die Wurzelspitze, wenn sie geotropisch gereizt wird, auch in *Queck-*

[1]) Koningsberger: Rec. trav. bot. néerl. Bd. 19, S. 1. 1922. — Zollikofer: Ebenda Bd. 18, S. 327. 1922.
[2]) Riss: Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 53, S. 157. 1914.
[3]) Zimmermann: Ber. d. dtsch. botan. Ges. 1924.

silber einzudringen vermag. Hier kann von einem passiven Absinken keine Rede sein, die Wurzel muß vielmehr beträchtliche Energie aufwenden zur Überwindung des äußeren Widerstandes. Und ungefähr zur gleichen Zeit hat Johnson gezeigt, daß eine geotropisch sich krümmende Wurzel auf den einen Arm einer Wage wirkend leicht ein erhebliches Übergewicht auf dem andern Wagenarm überwindet; bei genauerer späterer Untersuchung[1]) hat sich ergeben, daß dieses Gegengewicht bis zu 500 mal so groß sein kann, als das Gewicht der sich krümmenden Wurzelspitze.

Was bei der Wurzel eines besonderen Beweises bedurfte, war beim Stengel ohne weiteres klar. Er macht ja eine Bewegung, die in umgekehrter Richtung geht wie die mechanische Wirkung der Schwerkraft. Hier kann also die Schwerkraft keine andere Bedeutung haben, als die einer *Auslösung* von Energien, die von der Pflanze selbst geliefert werden. Ausgehend vom Geotropismus und auch von Berührungsreizen hat sich dann unter Führung Pfeffers[2]) die Vorstellung entwickelt, daß *alle* Reize *auslösend* wirken, und daß gerade in ihrer nur auslösenden Tätigkeit ihr wesentlicher Charakter liege. Hat sich auch diese Auffassung in den letzten Jahren manche Angriffe gefallen lassen müssen, so besteht sie doch für den Geotropismus zweifellos zu Recht, und die Konstatierung des Reizmengengesetzes kann sie nicht erschüttern, obwohl das von manchen Seiten behauptet wird. Wenn, wie bei Mimosa, ein Reiz, wenn er nur die „*Schwelle*" erreicht, stets die gleiche Wirkung äußert, mag er klein oder groß sein, so ist sein auslösender Charakter natürlich besonders klar. Wenn aber eine gewisse Proportionalität zwischen Reizgröße und Reizerfolg besteht, wie wir sie für den Geotropismus beim *Reizmengengesetz* kennen gelernt haben, so kann man daraus gewiß keinen Schluß ziehen in dem Sinne, daß hier eine rein energetische Wirkung und keine Auslösung vorläge.

b) *Statolithentheorie*[3]). Die Gewichtswirkung der Schwerkraft, die zur Auslösung einer geotropischen Krümmung führt, muß im Innern der Zellen vor sich gehen. Unter den Theorien, die über die Art und Weise der Wirkung der Schwerkraft aufgestellt worden sind, hat vor allem die *Statolithentheorie* besonderes Interesse beansprucht. Schon Noll hatte im Protoplasma Strukturen angenommen, die mit den Statocysten niederer Tiere, z. B. der Krebse, identisch seien. Bei diesen wird ja die Wahrnehmung der Schwerkraftwirkung durch einen Körper („Statolith") vermittelt[4]), der, der Schwere folgend, seine Lage ändert, und dementsprechend auf verschiedene Stellen eines kleinen Hohlraumes, der mit Nervenenden ausgerüstet ist, einwirkt. An diese Vorstellung knüpften dann fast gleichzeitig Nemec und Haberlandt an. Sie betrachteten eine ganze pflanzliche Zelle als Analogon der tierischen Statocyste. Das wandständige Plasma entspricht deren Nervenenden, leicht bewegliche, dem Zug der Schwere folgende Stärkekörner ersetzen den „Statolithen". Nur wenn der Statolith auf die äußere Tangentialwand drückt, sollen die Veränderungen eintreten, die zu geotropischen Krümmungen führen.

Stärkekörner, die dem Einfluß der Schwere schnell folgen und dementsprechend bei aufrechter Stellung der Pflanze auf eine andere Stelle der Hautschicht drücken, als bei schiefer oder horizontaler Lage, finden sich in der Tat in vielen Pflanzen, sie sind z. B. in den Stengeln regelmäßig in der Stärkescheide,

[1]) Giltay: Zeitschr. f. Botanik Bd. 2, S. 305. 1910.

[2]) Pfeffer: Die Reizbarkeit der Pflanzen. Verhandl. d. Ges. dtsch. Naturforsch. u. Ärzte 1893.

[3]) Noll: Heterogene Induktion. Leipzig 1892. — Němec: Ber. d. dtsch. botan. Ges. Bd. 18, S. 241. 1900. — Haberlandt: Ebenda Bd. 18, S. 261. 1900. — Zollikofer: Beitr. z. allg. Botanik Bd. 1, S. 399. 1918. — Friesen: Jahrb. wiss. Bot. Bd. 65, S. 28. 1925.

[4]) S. auch die Beiträge von Rohrer und Magnus in diesem Band des Handbuchs.

in der Wurzel in einer zentralen Zellgruppe der Haube vorhanden; Abb. 229 zeigt sie in der Wurzelspitze von Roripa. Die Zellen mit solcher beweglicher Stärke werden nun von den genannten Autoren für die Aufnahmeorgane des Schwerereizes angesprochen. Als Beweis für diese Ansicht wurde vor allem darauf hingewiesen, daß zwischen dem Vorhandensein von Statolithenstärke und geotropischer Reizbarkeit ein weitgehender Parallelismus besteht, daß solche bewegliche Stärkekörner keiner höheren Pflanze fehlen, daß sie in der Wurzelhaube und in der Stärkescheide sogar solcher Pflanzen sich finden, die sonst nirgends in ihren Geweben Stärke ausbilden. Umgekehrt findet sich in nicht geotropisch reagierenden Organen keine Stärke oder keine bewegliche Stärke.

Frühzeitig wurden aber auch schon Versuche ausgeführt in der Absicht, die Stärke zu entfernen und dadurch ein zuvor geotropisches Organ ageotropisch zu machen. Alle diese Versuche blieben bis in die neueste Zeit erfolglos, weil stets mit dem Verschwinden der Stärke so weitgehende Schädigung der Zellen verknüpft war, daß man eine geotropische Reaktion nicht mehr von ihnen erwarten konnte. Erst Clara Zollikofer ist es gelungen, ein entscheidendes Experiment auszuführen. Sie konnte bei Keimlingen einiger Compositen durch anfängliche Beleuchtung und darauffolgende Verdunklung die Statolithenstärke völlig entfernen, während ein freilich verringertes Wachstum und auch die phototropische Reizbarkeit erhalten blieb. So vorbehandelte Keimlinge waren nun wirklich geotropisch nicht reizbar. Wenn aber nach erneuter Belichtung die Statolithenstärke regeneriert war, trat wieder geotropische Krümmung ein.

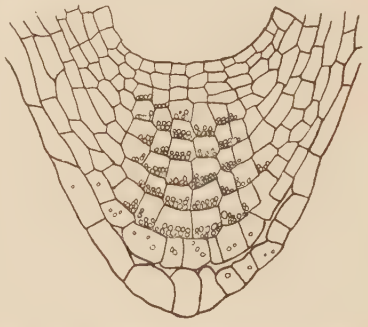


Abb. 229. Stärkekörner in der Wurzel von Roripa.

Aber freilich die *Verlagerung* dieser Stärkekörner in der Zelle, die der ganzen Theorie einen besonderen Reiz verlieh, scheint keine unentbehrliche Bedingung für das Zustandekommen einer geotropischen Reizung zu sein. So haben denn auch die Anhänger der Statolithentheorie zugeben müssen, daß in manchen Fällen *unbewegliche* Stärke Statolithenfunktion hat (z. B. bei Caulerpa), ja daß selbst die Stärke ganz fehlen (z. B. bei Pilzen und bei Wurzelhaaren) und doch geotropische Reizung erfolgen kann. In diesen Fällen muß also anderen unbekannten Zellinhaltskörpern Statolithenfunktion zugeschrieben werden, bzw. das unbewegliche Korn muß die Druckwirkung auf sensibles Protoplasma vermitteln können. Inwieweit nun solche Apparate mit unbeweglicher Stärke oder ganz ohne Stärke etwa weniger leistungsfähig sind als umlagerungsfähige Statolithen, das bedarf noch eingehender Untersuchung. — Auch die physiologische Forschung hat gezeigt, daß eine Umlagerung der Statolithenstärke zur Erzielung einer geotropischen Induktion nicht nötig ist. Sowohl Rotationsversuche wie namentlich auch intermittierende Reizung führen auch ohne einseitige Ansammlung von Stärke zur geotropischen Krümmung.

c) Induktion. Der Druck, der von den Statolithen auf das sensible Plasma ausgeübt wird, kann nicht direkt zu einer Krümmung führen. Sekundäre Veränderungen müssen ihm zunächst folgen. Daß diese schließlich früher oder später auf chemischem Gebiete liegen, ist wohl selbstverständlich. Alle Versuche, solche chemische Veränderungen in geotropisch sich krümmenden Organen nachzuweisen, müssen deshalb sehr willkommen sein, um so willkommener, je frühzeitiger nach Beginn der Reizung sie einsetzen, je wahrscheinlicher es also ist, daß sie wirklich die Ursachen und nicht etwa gar die Folgen der Krümmung treffen.

Die Resultate solcher Studien sind aber einstweilen noch so gering, daß es sich kaum lohnt, sie einzeln aufzuführen.

Die *physikalische* Druckwirkung der Stärke auf das Protoplasma nennt man die *Suszeption* des geotropischen Reizes (Mangold). Auf sie folgt dann — genügende Intensität und Dauer ihrer Einwirkung vorausgesetzt — der *physiologische* Prozeß, den man die „*Induktion*" nennt. Und dieser physiologische Prozeß, der sich langsam entwickelt, jedenfalls viel langsamer als die physikalischen oder chemischen Wirkungen, denen er folgt, hat die Eigentümlichkeit, sich lange zu erhalten, „nachzuklingen".

Auf diesem Nachklingen der Induktion beruht die Möglichkeit des Reizerfolges bei intermittierender Reizung, auf dem allmählichen Abklingen aber die Grenzen, die dieser Art von Reizung gezogen sind. Durch intermittierende wie durch kontinuierliche Reizung wird zu der ersten Induktion eine zweite hinzugefügt und schließlich erreicht die Induktion die Größe, die sich später in einer Krümmung dokumentiert; die Induktion hat jetzt den „Schwellenwert" für die Krümmung überschritten.

d) Reizleitung[1]). Es war Ch. Darwin, der aus Dekapitationsversuchen, bei denen nach Abtragung einer Spitze von 1 mm Länge nach Horizontallegen keine Krümmung erfolgt, schloß, daß die geotropische Induktion bei der Wurzel im Vegetationspunkt erfolge, in Entfernung von einigen Millimetern von der Stelle, an der die Krümmung eintritt.

Die Methode, deren sich Darwin bediente, war vielen Zweifeln ausgesetzt. Erst die von Piccard ersonnene Versuchsanstellung hat zu einer definitiven Klärung der Frage geführt. Die Wurzeln werden unter 45° zur Achse einer Zentrifuge von großer Umdrehungsgeschwindigkeit gebracht, so daß wenige Millimeter vom Achsenzentrum entfernt schon große Fliehkräfte auftreten, die weiter nach außen sich rasch stark vergrößern. Die Wurzeln werden ferner so fixiert, daß die Verlängerung der Achse durch die Wurzel geht und einen „Spitzenteil" von einem „Basalteil" scheidet. Diese beiden Teile der wachsenden Zone werden nun von der Zentrifugalkraft zu Krümmungen in entgegengesetztem Sinn veranlaßt, allein sie reagieren nie jeder für sich, sondern es kommt zu einer *einheitlichen* Reaktion in einer Entfernung von 3—4 mm von der Spitze. Diese Reaktion fällt im Sinne der Spitzenreizung aus, wenn etwa $1^1/_2$ mm oder mehr „Spitze" vorhanden ist, dagegen im Sinne der Basis, wenn die „Spitze" nur *ein* Millimeter oder weniger lang ist. Die Versuche zeigen, daß die Empfindlichkeit in der Spitzenregion der Wurzel größer ist als in der Zone maximalen Wachstums, und daß von ihr aus ein Reiz basalwärts fortschreitet, der den lokal induzierten evtl. zu überwinden vermag.

Ähnliche Verhältnisse wie bei den Wurzeln sind auch bei gewissen Gramineenkeimlingen nachgewiesen, bei der Mehrzahl der Stengel aber ist eine solche Lokalisierung sicher nicht vorhanden, denn vielfach können beliebige spitzenlose Stengelstücke normale Krümmungen ausführen.

Wir kennen nun also neben der Induktion und Reaktion auch noch die Reizleitung (vgl. Bd. 9 dieses Handbuches). Worin diese besteht, wissen wir freilich nicht. Klar ist nur, daß nicht der Reiz, sondern irgendein physiologischer Zustand sich fortpflanzt. Und diese Fortpflanzung scheint im großen und ganzen nur basalwärts zu erfolgen.

Wenn wir nun festgestellt haben, daß der geotropische Reizprozeß sich aus mindestens dreierlei verschiedenen Vorgängen zusammensetzt, so darf man doch nicht glauben, daß diese zeitlich scharf voneinander getrennt wären, also z. B. der Beginn der Reaktion erst dann erfolge, wenn Induktion und Leitung ganz beendet seien. Daß die Einzelprozesse ineinander greifen, läßt sich z. B. für Induktion und Krümmung aus den folgenden Erfahrungen entnehmen: Erfolgt

[1]) Darwin, Ch.: Bewegungsvermögen der Pflanzen. Deutsch von Carus. Stuttgart 1881. — Piccard: Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 40, S. 94. 1904. — Haberlandt: Ebenda Bd. 45, S. 575. 1908. — Jost: Zeitschr. f. Botanik Bd. 4, S. 161. 1912.

die geotropische Reizung im luftverdünnten Raum, die Bewegung aber unter normalen Bedingungen, so findet man eine erhöhte Präsentationszeit. Wird umgekehrt die Reizung unter normalen Bedingungen und nur die Reaktion im luftverdünnten Raum ausgeführt, so ergibt sich eine Verlängerung der Reaktionszeit. Läßt man aber den ganzen Reizvorgang im luftverdünnten Raum vor sich gehen, so verlangsamt er sich nicht so stark, wie man erwarten müßte, wenn die Reaktion erst nach Vollendung der Präsentationszeit einsetzte.

6. Plagiotrope Organe[1])

finden ihre Ruhelage nicht in der Lotlinie, sondern sie bilden einen Winkel mit ihr, der gewöhnlich nicht konstant ist. Plagiotrop sind vor allem die Seitenwurzeln, die Seitenzweige und die Blätter; aber auch Hauptachsen, z. B. bei kriechenden Pflanzen die Rhizome, der Thallus der Lebermoose, können plagiotrop sein. Die plagiotropen Organe sind bei weitem nicht so eingehend studiert wie die orthotropen. Aus diesem Grunde können sie hier nur ganz kurz berührt werden. Die Seitenwurzeln sind *radiäre* Organe, die sich stets dann in Ruhelage befinden, wenn ihre Längsachse einen gewissen Winkel mit dem Lot bildet. Sie können in dieser Ruhelage jede beliebige Drehung um die Längsachse ertragen, ohne eine Krümmung zu zeigen. Nach den neuesten Untersuchungen von Lundegårdh, Zimmermann, G. v. Ubisch ist ihre plagiotrope Stellung durch Zusammenwirken *dreier* Faktoren, nämlich von positivem und negativem Geotropismus sowie der „Längskraft" (vgl. S. 1019) bedingt. Diese Faktoren sind zwar alle auch in der Hauptwurzel wirksam, doch dominiert dort der positive Geotropismus so sehr, daß man von den anderen Einflüssen nicht viel merkt. Scheinbar viel komplizierter sind die *dorsiventralen* plagiotropen Organe, bei denen die Ruhelage nur dann erreicht ist, wenn das ganze Organ einen bestimmten Winkel mit der Schwerkraft aufweist und gleichzeitig die *Oberseite* nach *oben*, die *Unterseite* nach *unten* schaut. Die bekanntesten Vertreter solcher dorsiventralen Organe sind die Blätter. Aber nicht von ihnen, sondern von den Sprossen von Tradescantia (Rawitscher) soll hier die Rede sein. Sie sind in der Dunkelheit vollkommen orthotrop, am Licht aber bilden sie mit der Vertikalen einen Winkel von 20°. Es läßt sich zeigen, daß hier ein normaler negativer Geotropismus vorliegt, der sich kombiniert mit einem durch die Beleuchtung erzeugten stärkeren Verlängerungsbestreben der Oberseite („Epinastie"). Aus dem Sinusgesetz und dieser Epinastie läßt sich die Reaktion eines solchen Sprosses in jeder beliebigen Stellung verstehen. Offenbar wird auch bei anderen dorsiventralen Organen zu dem typischen positiven oder negativen Geotropismus noch eine solche Epinastie bzw. Hyponastie hinzutreten, und vielleicht gelingt es alle diese Bewegungen unter der Annahme zu verstehen, daß diese Nastien ihrerseits ebensogut durch Beleuchtung wie auch die Schwerkraft induziert werden können; ferner, daß sie manchmal *stabil* induziert sind, wie bei Tradescantia und erst recht bei Laubblättern, manchmal aber auch labil. Im letzten Fall werden sie bei Änderung der Außenverhältnisse rasch ausklingen.

[1]) Rawitscher: Zeitschr. f. Botanik Bd. 15, S. 65. 1923; Bd. 17. 1925. — Lundegårdh: Lunds Univ. Årsskrift Bd. 13 u. 15. 1917. — Zimmermann: Ber. d. dtsch. botan. Ges. Bd. 42. 1924; Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 63, S. 390. 1924. — v. Ubisch: Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 64, S. 651. 1925.

Geotropismus bei Tieren ohne statische Apparate.

Von

W. v. Buddenbrock

Kiel.

Mit 2 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Loeb, J.: Forced movements tropisms and animal conduct. Monographs experimental Biology. J. B. Lippincott Comp. 1918. — Loeb, J.: Handb. d. vergl. Physiol. von Winterstein, Bd. IV: Die Tropismen. G. Fischer 1913.

Wichtige Einzelarbeiten. Loeb, J.: Die Orientierung der Tiere gegen die Schwerkraft der Erde. Sitzungsber. d. Würzb. physiol.-med. Ges. 1888. — Koehler, O.: Über die Geotaxis von Paramaecium. Arch. f. Protistenkunde Bd. 45. 1922. — Mangold, E.: Sinnesphysiologische Studien an Echinodermen. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 9. 1909. — Demoll, R.: Der Flug der Insekten und der Vögel. G. Fischer 1918. — Bethe, A.: Über die Erhaltung des Gleichgewichts. Biol. Zentralbl. Bd. 14. 1894. — Buddenbrock, W. v.: Die Orientierung der Krebse im Raum. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. Bd. 34. 1913.

Die Erscheinung, daß auch solche Tiere statische Reflexe zeigen, bei denen keine statischen Organe nachgewiesen sind, ist weit verbreitet. Die sehr genaue Kenntnis, die wir heute in anatomischer und histologischer Hinsicht von den meisten Wirbellosen haben, läßt die Möglichkeit gering erscheinen, daß bei den betreffenden Tieren zwar Statocysten vorhanden sind, aber bisher übersehen wurden. Es muß daher damit gerechnet werden, daß es tatsächlich auch Tiere ohne besondere statische Sinnesorgane gibt, die gleichwohl auf Schwerkraftreiz reagieren.

Negativer Geotropismus, also das Bestreben, an senkrechten Wänden nach oben zu kriechen, ist bei folgenden statocystenlosen Tieren nachgewiesen worden: Planarien, Seesternen, Seeigeln, Seewalzen. Bei freier Bewegung im Wasser zeigen sich ferner auch die Paramäcien deutlich negativ geotropisch. Die Anthozoe *Cerianthus*, die mit ihrem aboralen Ende im Sande vergraben ist, bohrt, aus ihrer Normallage gebracht, ihren Leib sofort wieder senkrecht nach unten ein, ist also positiv geotrop. Der erste, welcher auf diese Erscheinungen aufmerksam machte, war J. Loeb. Er wies nach, daß das Emporkriechen der negativ geotaktischen Tiere weder durch das Licht, noch das Sauerstoffbedürfnis, noch den Wasserdruck bedingt ist, sondern allein durch die Schwerkraft. Es gibt ferner verschiedene Fälle von kompensatorischen Gleichgewichtsreflexen statocystenloser Tiere. Demoll wies derartiges bei Nachtschmetterlingen nach. Läßt man ein solches Tier an einem Stativ schwirren, so ändert sich je nach der Lage im Raum, die man dem Falter aufzwingt, sowohl der Flügelschlag als auch die Haltung des Leibes. Bei manchen Krebsen läßt sich aufs deutlichste eine aktive Erhaltung des Gleichgewichts auch nach Ausschaltung der Statocysten und der Augen nachweisen: Wenn man einer Anzahl von *Mysis* die Statocysten exstirpiert

und die Tiere in ein horizontales Lichtfeld bringt, so daß auch jede Gleichgewichtsregulierung durch das Auge in Wegfall kommt, so schwimmen sie gleichwohl so, daß die Symmetrieebene ihres Körpers dauernd senkrecht steht (v. Buddenbrock).

Die Medusen schwimmen normalerweise im stabilen Gleichgewicht: Die apicale Gallertmasse ist spezifisch leichter als der übrige Körper. Nach Schrägstellung erfolgt passive Rückdrehung. Es gibt aber auch Arten, die nur sehr wenig stabil sind, z. B. *Aeginela flavescens*, und hier treten aktive Bewegungen auf, die zur Wiederherstellung des Gleichgewichts führen (Bethe). Diese Meduse kann ihr spezifisches Gewicht verändern und leichter oder schwerer als Wasser werden. Dreht man das Tier um, so bleiben die Tentakel im ersten Falle ausgestreckt. Die Rückkehr zur Normallage erfolgt passiv durch den Auftrieb der Gallerte. Im zweiten Falle (spezifisch schwerer als Wasser) werden die Tentakel häufig nach der Exumbrella zu umgeschlagen. Durch den Reibungswiderstand der langen Tentakel und die Schwere des Medusenkörpers entsteht ein recht starkes Drehmoment, welches sehr rasch zur Umdrehung führt. Ob die Randsinneskörper der Medusen, die sogenannten Statocysten, mit diesen Reflexen etwas zu tun haben, ist zur Zeit noch ungewiß.

Die Theorie aller dieser Erscheinungen ist noch durchaus ungeklärt. Die verschiedenen, beim pflanzlichen Geotropismus herangezogenen Erklärungsversuche sind oft zu schematisch auf die Tiere übertragen worden. Am wahrscheinlichsten ist heute die Geltung des Statocystensprinzips auch für diese Fälle. Man kann jedes Tier, das im Innern an Mesenterien aufgehängte Eingeweide besitzt, gewissermaßen in toto als eine Statocyste auffassen: Jede Änderung der Lage im Raum ändert die Richtung des Zuges an den Mesenterien, und es kann dies eine Änderung der Bewegung des Tieres zur Folge haben[1]). In anderen Fällen können Zellen mit besonderen Einschlüssen oder bei Protozoen entsprechende Zellteile als Statocysten dienen.

Eine genauere Analyse besitzen wir für den Geotropismus von *Paramaecium*. Bringt man zahlreiche Paramäcien in ein Reagensrohr, das man vertikal stellt, so steigen die Tiere nach oben und sammeln sich unter der Oberfläche in dichten Wolken. Man benutzt diese Eigentümlichkeit häufig, wenn man Paramäcien rein, unvermengt mit Schmutz und Bakterien erhalten will.

Koehler wies nach, daß hierbei ein echter Statoreflex vorliegt, der ausgelöst wird durch die von den Paramaecium selbst ausgeschiedene Kohlensäure: Einzelne Paramäcien, die man in ein Reagensglas mit frischem Wasser bringt, zeigen keinen negativen Geotropismus, reagieren dagegen sofort, wenn man das Wasser künstlich mit CO_2 anreichert. Als „Statocysten" dienen wahrscheinlich die Nahrungsvakuolen. Füttert man die Tiere mit Eisenstaub und unterwirft sie dem Einfluß eines starken einpoligen Magneten, so läßt sich die Wirkung voraus berechnen: Die Tiere sammeln sich stets *am polfernen Ende* des Röhrchens. Steht also das Reagensrohr senkrecht über dem Magneten, dessen Kraftlinien das Röhrchen der Länge nach durchsetzen, so kommt die negative Ansammlung am oberen Ende bedeutend rascher zustande als nach Ausschaltung des Stromes. Legt man Magnet und Reagensrohr horizontal, so massieren sich die Infusorien am polfernen Ende. Endlich kann man den Magneten umkehren und das Röhrchen darunter stellen. Dann wird die normalerweise eintretende Ansammlung am oberen Röhrenende verhindert.

Den beschriebenen Fällen, bei denen es sich um frei bewegliche Tiere handelt, gliedern sich zwanglos die geotropischen Wachstumserscheinungen festgewach-

[1]) *Anm. bei der Korrektur.* E. Wolf hat in seiner vor kurzem erschienenen Arbeit: Physiologische Untersuchungen über das Umdrehen der Seesterne und Schlangensterne, Z. f. vgl. Physiol. Bd. 3, 1925, diese meine Vermutung inzwischen experimentell bestätigt.

sener Tiere an. Das am besten bekannte Beispiel ist das negativ geotrope Wachstum des marinen Hydroidpolypen *Antennularia antennina*, welches Loeb nachwies. Diese Tierkolonie verhält sich genau wie ein Baum. Die Hauptachse wächst vertikal nach oben, die Wurzeln nach unten, die Äste schräg oder horizontal. Jede Schiefstellung des Stammes im Experiment wird durch eine kompensatorische Krümmung der wachstumfähigen Spitze ausgeglichen. Besonders deutlich läßt sich der Geotropismus dieser Form zeigen, wenn man ein Stück des Stammes abschneidet und horizontal auf den Boden legt. Es wachsen dann von der Oberseite des Stammes neue Stämmchen senkrecht nach oben, während die Seitenzweige des alten Stammes umgekehrt nach unten wachsen und Wurzeln bilden.

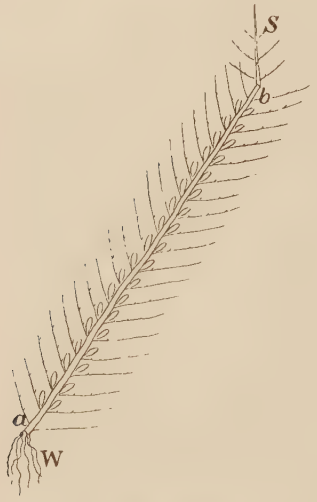


Abb. 230. Geotropismus bei Antennularia. *a b* Stück eines Stammes, das schief gestellt ist. *S* das neue Stück des regenerierenden Stammes wächst vertikal aufwärts, die Wurzel *W* vertikal abwärts. (Schematisch).

Loeb hat versucht, seine Beobachtungen in Anlehnung an den Geotropismus der Pflanzen in folgender Weise zu erklären. Bei jeder Lage zur Schwerkraft sammeln sich in den Zellen gewisse chemische Stoffe in den jeweils tiefsten Regionen an. Hieraus resultiert ein Unterschied im gesamten Stoffwechsel der oberen und unteren Zellhälfte und ein durch die Schwerkraftrichtung bedingtes Wachstum. Es muß indessen betont werden, daß dieser Gedankengang vorerst nur eine Hypothese darstellt.

Nicht zu verwechseln mit den geschilderten Reflexen sind diejenigen Fälle, in denen das Gleichgewicht beim Schwimmen und Fliegen mechanisch bedingt ist. Ein besonders klares Beispiel liefert das von Bethe untersuchte Verhalten luftatmender Wasserinsekten. Die Wasserkäfer (*Dytiscus*, *Hydrophilus*, *Ilibius* u. a.) speichern auf ihrer Rückenseite zwischen den Falten ihrer Hinterflügel, die zusammengefaltet unter den harten Elytren liegen, ein namhaftes Quantum Luft. Dies bedingt, daß die dorsale Hälfte des Tieres spezifisch sehr viel leichter ist als die ventrale, und das Insekt, ob tot oder lebendig, mit dem Rücken nach oben schwimmt. Von dieser mechanisch bedingten Normallage aus ist das Tier durch geeignete Steuerbewegungen imstande, nach Belieben aufwärts oder abwärts zu schwimmen. Statische Reflexe fehlen.

Abb. 231. Geotropismus bei horizontal gelegtem Stengel von Antennularia. Auf der Oberseite wächst ein Sproß *c d* vertikal aufwärts, die nach unten gerichteten Seitensprossen wachsen in positiv geotropische Wurzeln aus.

Indem Bethe das Luftreservoir des Käfers (*Ilibius*) durch kurzes Eintauchen in starken Alkohol absorbierte, gelang es ihm, in einigen Fällen das Verhalten des Tieres umzukehren. Der mit dem Bauch nach oben schwimmende Käfer floh nach mechanischer Reizung an die Wasseroberfläche, während er normalerweise dem Grunde zustrebt.

Galvanotaxis.

Von

Otto Koehler

Königsberg i. Pr.

Mit 5 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Biedermann: Elektrophysiologie. Ergebn. d. Physiol. Bd. 1/2, S. 169—196. 1902. — Jennings: Das Verhalten der niederen Organismen, S. 16—17, 121—138, 231—260, 321—324. Leipzig u. Berlin: Teubner 1914. — Loeb: Die Tropismen. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. Bd. IV, S. 482—493. 1913. — Stern: Elektrophysiologie der Pflanzen, S. 62—74. Berlin: Julius Springer 1924. — Tschermak: Allgemeine Physiologie Bd. I, S. 596—633. 1924

Als *Galvanotaxis* wird die Orientierung freibeweglicher Organismen in dem durch Wasser geleiteten elektrischen Strome bezeichnet. Wenn ein Tier seine Hauptachse durch aktive Bewegungen derart einzustellen vermag, daß sie dauernd einen bestimmten, konstanten Winkel zu den elektrischen Stromlinien beibehält, so nennen wir seine Reaktionsweise galvanotaktisch. Es macht dabei keinen Unterschied, ob der Organismus nach Einnahme dieser Achseneinstellung ruhig am Orte bleibt, oder aber ob er sich, unter Beibehaltung seiner Achseneinstellung im elektrischen Felde, von der Stelle bewegt[1]).

[1]) Bekanntlich trennen die Botaniker die im Reizfelde gerichteten Bewegungen in *Tropismen* und *Taxien*, je nachdem es sich um Einstellungsbewegungen festgewachsener Pflanzenteile oder um Ortsbewegungen freibeweglicher Pflanzen handelt. Im Tierreiche spielen die festgewachsenen Formen bekanntlich eine nur untergeordnete Rolle; was wir ferner bei ihnen an Einstellungsreaktionen in Reizfeldern kennen, dürfte sich von den äußerlich ähnlichen pflanzlichen Tropismen dadurch unterscheiden, daß diese in „Wachstumskrümmungen", jene jedoch wahrscheinlich in der Hauptsache in aktiven Einstellungsbewegungen mittels der Muskulatur bestehen. — Bei den freibeweglichen Tieren kann man natürlich reine Einstellungsbewegungen am Orte von gerichteten Ortsbewegungen trennen, was tatsächlich auch mehrfach versucht worden ist. So könnte jemand z. B. die am Ort erfolgende reflektorische Einstellung der Medianebene des Fisches in die Vertikale als Geo*tropismus*, die Ortsbewegung gegen die Wasserströmung dagegen als Rheo*taxis* bezeichnen wollen. Bei näherem Zusehen jedoch erweist sich diese Trennung als unzweckmäßig, indem nächstverwandte, ja identische Erscheinungen dadurch in unberechtigten Gegensatz gestellt werden. Ein Paramaecium z. B. schwimmt bei gewissen niederen Stromstärken zur Kathode (Galvano*taxis*); steigert man die Stromstärke, so wird bei gleichbleibender kathodischer Achseneinstellung die Ortsbewegung immer langsamer und endlich gleich Null. Es wäre wohl sinnlos, diesen Zeitpunkt durch die Anwendung eines neuen Terminus (Galvano*tropismus*) aus der galvanotaktischen Geschehensreihe herauszuheben, in die er unzweifelhaft hineingehört; denn bei noch weiter gesteigerter Stromstärke tritt abermals Ortsbewegung auf (diesmal zur Anode), und zwar bei immer noch beibehaltener Einstellung des Vorderendes gegen die Kathode (vgl. S. 1035). Wesentlich ist also die tatsächlich bei allen Stromstärken gleichbleibende Achseneinstellung; ob sie mit Ortsbewegung verknüpft ist oder nicht, ist hier nebensächlich, und solche Beispiele ließen sich beliebig vermehren. Daher

Ist der Winkel, den die Hauptachse des Tieres mit den Stromlinien bildet, konstant gleich Null, stellt sich das Tier also parallel den Stromlinien ein, so heißt die Galvanotaxis *kathodisch*, wenn das Vorderende zur Kathode hinweist, *anodisch* dagegen, wenn das Vorderende zur Anode hin gerichtet ist. Ist die Einstellung mit Ortsbewegung verbunden, so wird die kathodische Galvanotaxis also zu gerichtetem Schwimmen im Sinne der Stromlinien zur Kathode hin führen, wo sich zuletzt die Tiere anhäufen müssen, während bei anodischer Galvanotaxis alles zur Anode hineilt.

Manche Autoren sprechen statt von anodischer Galvanotaxis von „*positiver*", während „*negative*" gleichbedeutend mit kathodischer Galvanotaxis gebraucht wird. Gerade bei den Taxien ist es nun üblich, als positiv Einstellungen zur Reizquelle hin, solche von ihr fort als negativ zu bezeichnen. Beim durch das Wasser geleiteten Strom entsteht aber sofort die meist unlösbare Frage, ob die Kathode oder die Anode oder beide als Reizquelle im engeren Sinne zu bezeichnen seien, womit die Ausdrucksweise ihre Eindeutigkeit verliert; tatsächlich dachten ihre Befürworter wohl auch nur an den „positiven" und „negativen" galvanischen Pol und nicht an die Taxis. Jedenfalls ist es geraten, bei der Galvanotaxis die Ausdrücke positiv und negativ durch anodisch und kathodisch zu ersetzen. — Physiologischerseits wird oft auch von „*homodromer*" und „*antidromer*" Einstellung gesprochen. Läßt man die Elektrizität von der Anode zur Kathode fließen, so ist das kathodisch eingestellte Tier (vgl. Abb. 232*b*, 233*c*, 235*b*, 236*b*) homodrom orientiert, es schwimmt oder liegt mit dem Strome, welcher auch „aufsteigend" heißt, da er vom Hinterende kopfwärts den Körper durchströmt (das Tier wird in senkrecht aufrechter Stellung gedacht, wie der stehende Mensch); das anodisch eingestellte Tier dagegen (vgl. Abb. 232*a*, 233*d*, 235*a*, 236*a*) ist im „absteigenden" Strome (er geht durch das Tier vom Kopf zum Hinterende) antidrom, gegen den Strom orientiert. Man kann also durchweg die homodrome Einstellung im aufsteigenden Strom als kathodisch, die antidrome im absteigenden Strom als anodisch bezeichnen.

In der Mehrzahl der tierischen Fälle handelt es sich um kathodische oder anodische Galvanotaxis. Weit seltener bildet die eingestellte Achse mit den Stromlinien andere konstante Winkel als Null, z. B. 90°, 75° oder dergleichen, dann spricht man von *transversaler* Galvanotaxis.

Neben den Tierarten, die sich gerichtet im Raume zu bewegen vermögen, hat man auch Formen untersucht, die nur zu ungerichteter Ortsbewegung fähig sind (z. B. Trypanosomen, gewisse Infusorien) oder einer aktiven Ortsbewegung überhaupt ermangeln (Bakterien ohne Bewegungsorganellen, rote Blutkörperchen u. a.). Solche belebte Gebilde besitzen unter Umständen, ebenso wie viele anorganismische Partikelchen, eine elektrische Ladung und können daher im galvanischen Strome passiv verfrachtet werden (*Elektrophorese*). So entstehen Bilder, die den aktiven galvanotaktischen Ortsbewegungen zwar äußerlich ähneln, dennoch aber per definitionem von diesen streng zu unterscheiden sind. — Endlich haben die Autoren, die galvanotaktische Erscheinungen studierten, häufig auch andere, ebenfalls von dem elektrischen Strome bedingte Reizzustände mit untersucht, so bei den Einzelligen Deformationen der Körperform, Wanderungen von festen Zelleinschlüssen oder von Zellflüssigkeit mit oder gegen den Strom, endlich die Zerfallserscheinungen der überreizten Zelle. Bei Vielzelligen kommt eine Fülle weiterer Erscheinungen dazu, die in den anderen elektrophysiologischen Kapiteln dieses Handbuchs zu besprechen sein werden. Hier soll von den Nebenerscheinungen nur so weit die Rede sein, als es zum Verständnis der Galvanotaxis unerläßlich ist.

erscheint es durchaus überflüssig und verwirrend, die botanische Unterscheidung von Tropismen und Taxien in das Tierreich übernehmen zu wollen. Zudem ist gerade für den Zoologen das Wort „Tropismus" mehr oder weniger unzertrennlich von den Vorstellungen, die in Loebs „Tropismenlehre" niedergelegt sind und nur auf eine Untergruppe der Taxien insgesamt zutreffen. So erscheint es am zweckmäßigsten, die gerichteten Bewegungen der Tiere stets nur als *Taxien* zu bezeichnen, mag es sich dabei lediglich um Einstellungen am Ort oder zudem auch um Ortsbewegungen handeln.

Technik.

Während es zur vorläufigen Orientierung wohl genügt, einfach die blanken Enden der vom positiven und negativen Pol der Stromquelle abgeleiteten Drähte in das die Versuchstiere enthaltende Wasser zu tauchen, ist zu eingehender Untersuchung eine sorgfältigere Technik erforderlich. Zur Vermeidung der Bildung elektrolytischer Zersetzungsprodukte an den Elektroden sollten diese stets unpolarisierbar sein, um die Versuchstiere nicht gleichzeitig auch chemisch zu reizen. Um parallele Stromlinien zu haben (da der Stromlinienverlauf bei punktförmigen, dreieckigen oder andersgestalteten Elektroden in der Versuchsflüssigkeit unübersichtlich und ohne weiteres nicht anschaulich zu machen ist), wählt man zweckmäßig eine rechteckig begrenzte Wassermasse, deren gegenüberliegende Schmalseiten von je einer geradlinigen Elektrode eingenommen sind. So empfiehlt sich für Protozoen z. B. folgende Versuchsanordnung: Auf beiden Enden eines Objektträgers werden zwei Gipsbreikleckse angebracht, in die man je eine kleine Glasröhre hineindrückt. Die zugewandten Ränder der Gipsmasse werden mittels aufgelegter Objektträger auf etwa 1 mm Höhe eben und platt gedrückt und mit dem Messer parallel dem Querdurchmesser des Objektträgers sauber abgeschnitten. Nach Erhärtung des Gipses benetzt man ihn mit Kulturflüssigkeit, füllt die Röhren mit konzentrierter Zinksulfatlösung und stellt je einen Zinkstab hinein, der mit den Polen der Stromquelle verbunden wird. In den Stromkreis wird ein Galvanometer, ein Stromschlüssel und der Stromwender (Pohlsche Wippe) eingeschaltet. Der freie Raum zwischen den beiden Gipsrändern (Elektroden) wird mit der die Protozoen enthaltenden Versuchsflüssigkeit beschickt, wobei alle Verunreinigungen, Luftblasen usw. sorgsam zu vermeiden sind. Bei Anwendung stärkerer Vergrößerungen legt man auf die Gipsplättchen schmale Streifchen von Fließpapier, die ebenfalls mit der Versuchsflüssigkeit getränkt werden und innen etwas über die Gipsränder vorstehen. Auf die Fließpapierränder kommt das Deckglas, das durch Plastilinfüßchen in seiner Lage und Höhe festgehalten wird; den Raum zwischen Objektträger und Deckglas füllt man mit der Versuchsflüssigkeit. Als Stromquelle genügen meist einige Akkumulatoren; für stärkere Potentialdifferenzen ist die Lichtleitung mit einem regulierbaren Vorschaltwiderstande vorzuziehen. Zur quantitativen Bestimmung der elektrischen Ladung der Objekte nach dem Kataphoreseprinzip ist es geraten, noch vorsichtiger zu verfahren, indem man anstatt der hier beschriebenen unpolarisierbaren Elektroden die folgende Anordnung verwendet: Aus dem Zinksulfatglase mit dem stromzuführenden Zinkstab führt ein Heber, gefüllt mit 3proz. Agar-Agar in 10proz. KCl-Lösung, in ein Becherglas mit KCl-Lösung, ein zweiter ebensolcher Heber zum Präparat[1]).

Als *Stromdichte* wird die Stromstärke auf den Quadratmillimeter des Querschnitts der durchströmten Flüssigkeitssäule angegeben; deshalb eben ist es zweckmäßig, den Elektroden denselben Querschnitt wie der Flüssigkeitssäule zu geben. Hermann und Matthias[2]) definierten als Maßeinheit der Stromdichte 1 Poggendorf $= \delta = \frac{1}{10^6}$ Ampere pro Quadratmillimeter des Elektrodenquerschnitts, eine Einheit, die sich als äußerst brauchbar erwiesen hat und stets verwendet werden sollte. Es genügt also nicht, die Potentialdifferenz und den am Galvanometer im geschlossenen Stromkreise abgelesenen Wert der Stromstärke anzugeben, vielmehr muß auch der Querschnitt der durchströmten Wassersäule (gleich dem der Elektrode) bekanntgemacht werden.

Sagt nun der Wert δ aus, wieviel Stromlinien durch die Flächeneinheit des Kammerquerschnitts ziehen, so wissen wir damit noch nicht, wieviel Stromlinien den Weg durch die in der Flüssigkeit suspendierten Tierkörper nehmen. Wird, wie wohl meistens, das Tier in seinem Kulturmedium (Süßwasser, einige Salze enthaltend) untersucht, so stellt der Zellsaft eine erheblich konzentriertere Salzlösung dar als das Außenmedium. Je geringer die Salzkonzentration, um so schlechter die Leitfähigkeit der Lösung; der Zelleib wirkt also als ein in schlechte Leiter eingebetteter guter Leiter, so daß mehr Stromlinien durch ihn hindurchgehen werden als durch einen gleich großen Querschnitt des Außenmediums. Auch wird viel darauf ankommen, ob die Gewebe des Tierleibes alle dieselbe Leitfähigkeit haben, so wie man es vielleicht für die Protistenzelle noch am ehesten annehmen dürfte, oder aber ob, etwa im Metazoenkörper, bestimmte Gewebsarten besonders zahlreiche Stromlinien in sich hineinziehen. All diese Verhältnisse sind vorerst noch der zahlenmäßigen Betrachtung unzugänglich. Dennoch müßte schon jetzt gefordert werden, daß jede Untersuchung, die mehr als qualitativ sein will, neben Angaben über Potentialdifferenz und Stromdichte in der Kammer auch die Natur der Untersuchungsflüssigkeit (Salzkonzentration) oder noch besser ihre experimentell bestimmte Leitfähigkeit mitteile.

---

[1]) Michaelis: Praktikum der physikal. Chemie für Mediziner, 2. Aufl., S. 117. Berlin: Julius Springer 1922.

[2]) Hermann u. Matthias: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 57, S. 391—405. 1894.

Selbst wenn in der angegebenen Weise unpolarisierbare Elektroden und parallele Stromlinien angewandt werden und die erwähnten physikalischen Angaben gemacht sind, so ist die rein physikalische Situation in der Versuchsflüssigkeit doch immer noch keineswegs sehr übersichtlich. Wie Putter[1]), Michaelis[2]) u. a. ausführten, treten im Präparat bei nicht allzu geringen Potentialdifferenzen Wasserströmungen auf. Wie die Theorie der *Elektroendosmose* abzuleiten gestattet und unmittelbare Beobachtung vielfach bestätigte, strömen die Wasserschichten, die unmittelbar an den Objektträger und das Deckglas anstoßen, kathodenwärts, und in der mittleren Wasserschicht sorgt ein zur Anode ziehender Gegenstrom für den Ausgleich. Läßt man das Deckgläschen fort, so werden auch dadurch die Bedingungen nicht einfacher, da dann die Grenzfläche Luft/Wasser selbst gegen die darunterliegende Wasserschicht sich verschieben kann [Hardy und Harvey[3])]. Im ersteren Falle herrscht nur in zwei Schichten Ruhe, die etwa um ein Fünftel der Kammerhöhe von den beiden Gläsern abstehen; nur hier also würden Partikel bzw. Lebewesen ohne Eigenbewegung und ohne elektrische Ladung in Ruhe bleiben. Sind sie aber geladen, so werden sie in diesen beiden Schichten zwar die elektrophoretische Wanderung derart unverfälscht zeigen, daß aus ihrer Geschwindigkeit auf die Größe der Ladung und aus der Wanderungsrichtung auf deren Sinn geschlossen werden kann. In jeder anderen Schicht aber muß die elektrophoretische Verfrachtung durch die elektroendosmotischen Wasserströme je nach der Richtung beider gehemmt oder gefördert werden. Handelt es sich nun um Partikel oder Lebewesen ohne Eigenbewegung, die nicht absinken, so läßt sich der Übelstand durch Konstanthalten der Einstellung des Mikroskoptubus auf eine der strömungsfreien Schichten ausschalten. Auch dieses Hilfsmittel versagt jedoch, wenn die unbeweglichen Körper absinken, oder wenn es sich um Organismen mit Eigenbewegung handelt, die alle Höhen des Kammerquerschnitts beliebig durchmessen. Glücklicherweise sind die Störungen der galvanotaktischen Erscheinungen durch dieses Prinzip offenbar unbeträchtlich, jedenfalls weil bei den meist verwendeten Stromstärken und Potentialdifferenzen die Eigenbewegung der Protisten kräftig genug ist, um die etwa auftretenden Wasserströmungen zu überwinden. Je weniger behende aber die Formen sind und je stärker die verwendeten galvanischen Ströme, um so mehr muß man auf die gekennzeichneten Verhältnisse achten.

Weiterhin können durch die *Bewegung fester Körper* in einer Flüssigkeit selbst wieder *elektrische Ströme* hervorgerufen werden. Kleine Partikelchen sind wohl in fast allen natürlichen Kulturmedien vorhanden, und selbst wo sie fehlen, werden die schwimmenden Tiere solche Ströme erzeugen müssen. Bresslau[4]) wies kürzlich auf Arbeiten von Physikern hin, in denen Näheres über diese Erscheinung zu finden ist. Unter anderem hängt die Stärke dieser Ströme auch von der Viscosität des Mediums ab. Es wird noch viel rein physikalische Arbeit nötig sein, bis alle diese Möglichkeiten quantitativ geklärt sind. Eines aber steht fest, daß von einer Homogenität der physikalischen Bedingungen innerhalb des Versuchsfeldes selbst bei vorsichtigster Versuchsanordnung keine Rede sein kann, und daß ein Schluß von ungleichartigem Verhalten der Tiere an verschiedenen Stellen des Präparates auf Verschiedenheit lediglich innerer Faktoren, anstatt auf Verschiedenheit der äußeren, jeder Beweiskraft entbehrt.

Nichtzellige und Einzellige.

Allgemeine Tatsachenübersicht.

Wenn wir von vereinzelten ältesten Befunden absehen, so wurde das allgemeinere Interesse an der Galvanotaxis durch Verworns Protistenstudien und Hermanns Beobachtungen[5]) an Froschkaulquappen und Fischen belebt. Seither sind Vertreter sämtlicher Tierkreise auf ihr Verhalten dem elektrischen Strome gegenüber untersucht worden. Ein kurzer orientierender Überblick über die Literatur lehrt folgendes über die Verbreitung der Erscheinung vorerst bei den Nichtzelligen und Einzelligen.

[1]) Putter, E.: Untersuchungen über Bakterienkataphorese. Zeitschr. f. Immunitätsforsch. u. exp. Therapie, Orig. Bd. 32, S. 538—557. 1921.

[2]) Michaelis: Zitiert auf S. 1029, Anm. 1.

[3]) Hardy u. Harvey: Note on the surface electric charge of living cells. Proc. of the roy. soc. of London, Ser. B., Bd. 84, S. 217—226. 1912.

[4]) Bresslau: Methodologisches zur Untersuchung der Galvanotaxis bei Infusorien. Biol. Zentralbl. Bd. 43, S. 494—496. 1923.

[5]) Hermann: Eine Wirkung galvanischer Ströme auf Organismen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 37, S. 457—460. 1885.

In sehr starken Strömen wandern viele *Bakterienarten* (Shiga, Flexner, Hiss, Strong, Paratyphus-B u. a.) zur Kathode, andere (Typhus, Coli, Gärtner, Vibrio cholerae, Staphylococcus, Proteus X_{19} u. a.) zur Anode[1]). Auch die von Carl[2]) bei starken Strömen untersuchten Formen (Rotlaufbacillus, Staphylokokken, ein Vibrio, Bact. coli und tuberculosis) wanderten anodisch, im lebenden Zustande ebensogut wie nach Abtötung durch Hitze (Bakterien) oder durch desinfizierende Reagenzien (Coli, Staphylokokken). Die letzteren beiden Formen ließen sich, lebend wie auch tot, durch n-Salzsäure ihrer negativen Ladung berauben und durch 0,02proz. Eisenchloridlösung sich umladen, so daß sie jetzt kathodisch wanderten. Ähnliches gilt auch für die anodische Wanderung von Sperma [Frosch, Säuger[3])] sowie von großkernigen, nucleinsäurereichen und plasmaarmen Leukocyten, Lymphocyten sowie den Erythrocyten, ebenso für die kathodisch wandernden Spirochäten, die plasmareichen Trypanosomen [Höber[4]) fand auf weißen Mäusen gezüchtete Nagana- und Dourine-Trypanosomen anodisch] und Malariaplasmodien[5]). Diese Protozoen sind zwar ortsbeweglich, jedoch in ungeordneter Weise, so daß es aus eigener Kraft niemals zu gerichteten Bewegungen kommt. Auch das Sperma z. B. verhält sich in abgetötetem Zustande ebenso wie im lebenden, falls man nur Bedacht nimmt, durch die abtötende Fixierungsflüssigkeit nicht die Leitfähigkeit des Mediums allzusehr zu erhöhen. Wir haben es hier überall also nicht mit Reizreaktionen des lebenden Organismus zu tun, sondern mit der rein anorganismischen Erscheinung der *Kataphorese*; keineswegs darf der Begriff der Galvanotaxis auf diese rein passiven Verfrachtungen im elektrischen Strome angewandt werden.

Andrerseits ist jedoch auch schon bei Bakterien, natürlich nur bei Formen mit Eigenbewegung vermittels Geißeln, echte Galvanotaxis nachgewiesen worden. In einer mit Aqua dest. beschickten Kammer von außerordentlich hohem inneren Widerstande (750 000 Ohm, daher nur 0,000 000 32 Ampere Stromstärke), dafür aber sehr geringem Elektrodenquerschnitte, beobachteten Abbott und Life[6]) bei B. typhi, prodigiosus, subtilis, thermo und anderen beweglichen Stämmen regelmäßig Ansammlungen an einer der Elektroden, die beim Stromwenden zur entgegengesetzten Elektrode übergingen. Alle genannten Stämme verloren diese Einstellungsart nach Hitzeabtötung, sämtliche untersuchten Stämme ohne Eigenbeweglichkeit, d. h. alle geißellosen Formen, zeigten sie nie. Bei so schwachen Strömen kann ferner eine Abscheidung elektrolytischer Produkte an den Polen, die die Bakterien chemotaktisch hätten anlocken können, wohl kaum stattgefunden haben. Somit dürfte hier echte Galvanotaxis anzunehmen sein. Ihr Sinn hängt von der Reaktion ab, bei der die Bakterien aufwuchsen bzw. zwischen die Elektroden gebracht werden. In saurem Medium gezüchtete gingen zur Kathode, alkalisch aufgezogene zur Anode, solche von neutralen Nährböden endlich reagierten, in saurem Medium untersucht, kathodisch, in alkalischem anodisch. Alle unbeweglichen Formen zeigten niemals etwas Ähnliches bei so niederen Stromstärken.

---

[1]) Putter, E.: Zitiert auf S. 1030, Anm. 1. — Cluzet, Rochaix u. Kofmann: Sur le galvanotropisme des microbes. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 88, S. 779—780. 1923.

[2]) Carl, J.: Die Einwirkung sehr schwacher elektrischer Ströme auf Kleinlebewesen. Zeitschr. f. Immunitätsforsch. u. exp. Therapie, Orig. Bd. 42, S. 416—424. 1925.

[3]) Hermann: Zitiert auf S. 1030, Anm. 5.

[4]) Höber: Biochem. Zeitschr. Bd. 67, S. 420—430, insbesondere S. 425. 1925.

[5]) Putter, E.: Zitiert auf S. 1030, Anm. 1.

[6]) Abbott u. Life: Galvanotropism in bacteria. Americ. journ. of physiol. Bd. 22, S. 202—206. 1908.

Auch bei den einfachst organisierten *Protisten* treffen wir bereits echte Galvanotaxis an, wofern nur ihr Bau ihnen gestattet, eine bestimmte Lokomotionsrichtung wenigstens vorübergehend einzuhalten. Unter den *Rhizopoden* sind Amoeba proteus, Amoeba diffluens, verrucosa und limax ausgesprochen kathodisch. Bei den Heliozoen und Foraminiferen, also zumeist schwebenden oder ungeregelt kriechenden Formen, fehlt Galvanotaxis, und nur im Verhältnis zur Lage der Elektroden gerichtete Einschmelzungsvorgänge konnten beobachtet werden[1]). Vorzügliche Galvanotaxis zeigen dagegen *Flagellaten*; manche wandern zur Kathode [Peridinium tabulatum, Trachelomonas hispida[1])], andere zur Anode [Cryptomonas erosa, Polytoma uvella[1])], bei Euglena wird je nach dem Außenmedium[2]), bei Chilomonas je nach der Stromstärke[3]), bei Volvox je nach der Stoffwechselintensität, die im Dunkeln gering, im Lichte hoch ist[4]), bzw. nach der Reaktion des Mediums[5]) bald anodische, bald kathodische Galvanotaxis beobachtet.

Unter den *Ciliaten* findet sich ein ähnlich schwankendes Verhalten vor allem bei dem Parasiten des Froschenddarmes Opalina; die einen[6]) sahen sie bei schwachen Stromstärken anodisch, bei starken kathodisch; Dale[7]) fand sie anodisch, solange sie auf Säuren positiv, kathodisch, solange sie auf Alkalien positiv chemotaktisch reagierte, dritte Autoren[8]) machten noch andere Angaben. Dagegen sind nach übereinstimmenden Angaben zahlreicher Beobachter in normalen Bedingungen *dauernd kathodisch sämtliche* etwa 20 genauer untersuchten *Holotrichenarten*, von denen besonders Paramaecium später noch eingehend betrachtet werden soll. Bei den *Oligo-* und *Heterotrichen* sind die Angaben für die Froschparasiten (Balantidium, Nyctotherus in mehr oder weniger unnatürlichen Medien) wiederum schwankend, die übrigen 6 Spezies dagegen, darunter auch das vielumstrittene Spirostomum, dürfen wohl ebenfalls sämtlich für kathodisch gelten, und dasselbe ist bei den bisher untersuchten *Hypotrichen* der Fall, solange sie frei schwimmen. Während ihrer Bewegung auf Unterlagen dagegen pflegen sie sich transversal einzustellen, wobei oft die Peristomseite der Kathode zugewandt wird[9]). Die bei Protozoen verwendeten Stromdichten schwankten zwischen etwa 0,1 bis gegen 100 δ. In der Mehrzahl der Fälle fehlen Querschnittsangaben, so daß mit den allein mitgeteilten Stromstärken nichts anzufangen ist.

---

[1]) Verworn: Die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 45, S. 1—36. 1889; Bd. 46, S. 267—303. 1890; Bd. 62, S. 415—450. 1896; Bd. 65, S. 47—62. 1897.

[2]) Bancroft: Euglena. Journ. of exp. zool. Bd. 15, S. 383—429. 1903.

[3]) Verworn: Zitiert auf S. 1032, Anm. 1. — Wallengren: Zur Kenntnis der Galvanotaxis. Zeitschr. f. allg. Physiol.: I, Bd. 2, S. 341—384. 1903; II, Bd. 2, S. 517—555. 1903; III, Bd. 3, S. 22—32. 1904. — Pearl: Studies on electrotaxis. I. Infusoria. Americ. journ. of physiol. Bd. 4, S. 96—123. 1901. — Pütter: Thigmotaxis bei Protisten. Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abt., 1900, Suppl. S. 243—302. — Pütter: Reizbeantwortungen der Ciliaten. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 3, S. 406—454. 1904.

[4]) Terry: Galvanotropism of Volvox. Americ. journ. of physiol. Bd. 15, S. 235—243. 1905/06. — Bancroft: Volvox. Journ. of exp. zool. Bd. 4, S. 157—163. 1907.

[5]) Greeley: Physical Structure protoplasm Paramaecium. Biol. bull. of the marine biol. laborat. Bd. 7, S. 3—32. 1904.

[6]) Wallengren: Zitiert auf S. 1032, Anm. 3. — Alverdes: Über Galvanotaxis und Flimmerbewegung. Biol. Zentralbl. Bd. 43, S. 50—70. 1923. — Alverdes: Sondercharakter der Galvanotaxis. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 198, S. 513—542. 1923.

[7]) Dale: Galvanotaxis and Chemotaxis Infusoria. Journ. of physiol. Bd. 26, S. 291 bis 361. 1900/01.

[8]) Verworn: Zitiert auf S. 1032, Anm. 1. — Statkewitsch: Galvanotropism and galvanotaxis of Infusoria. Dissert., 160 S. Moskau 1903. Dasselbe: Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 4, S. 296 bis 332. 1904. — Koelsch: Zerfließungserscheinungen der ciliaten Infusorien. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Bd. 16, insbes. S. 401—402. 1902.

[9]) Pütter: Zitiert auf S. 1032, Anm. 3.

Spezielles über das Verhalten von Paramaecium.

Ein tieferes Eindringenwollen in die Erscheinungen erfordert nun, wie gewöhnlich, Beschränkung auf ein bestimmtes Objekt, wozu das vielleicht am eingehendsten untersuchte Paramaecium gewählt sei. Hier tat LUDLOFF[1]) den entscheidenden Schritt, die *Bewegungsorganellen* bei der Arbeit zu verfolgen, und es gelang ihm wirklich, den Steuermechanismus klarzulegen, dem die gerichtete Einstellung der Paramaecien zu verdanken ist.

LUDLOFF ging von *thigmotaktisch festgelegten Tieren* in Gelatinelösung aus, die mit allseits senkrecht zur Körperoberfläche ausgebreiteten ruhenden Cilien bewegungslos dalagen. Betrachten wir zuerst ein Individuum, das, vor Stromschluß zufällig in Richtung der Stromlinien gelagert, das Vorderende zur Anode wendet (vgl. Abb. 232 *a*) (antidrom). Wurde jetzt ein Strom von etwa 0,6 Milliampere (bei etwa 7,5 qmm Elektrodenquerschnitt?) geschlossen, so fingen sogleich die Cilien an der äußersten Spitze des *zur Kathode* gewandten

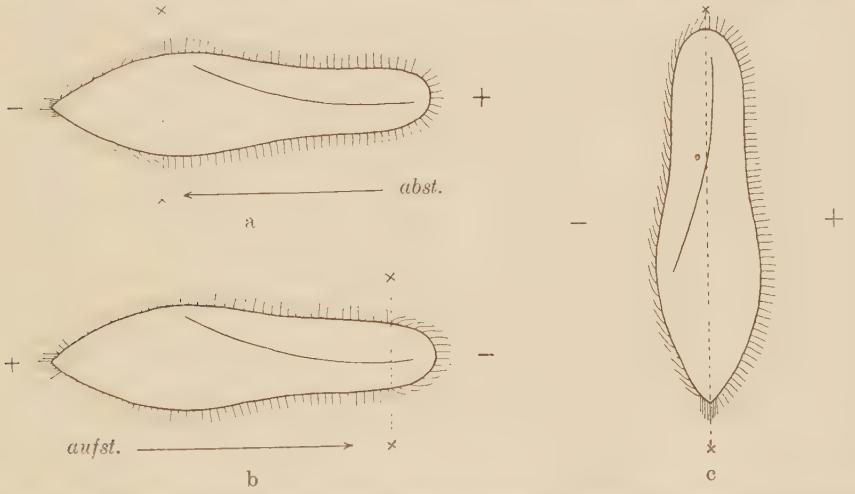


Abb. 232. *Ruhende* Paramaecien bei *geringen* Stromstärken. Vorderenden stumpf mit Peristom, Hinterenden spitz. *a anodisch* = „antid om" im „absteigenden" Strome liegendes; *b kathodisch* = „homodrom" im „anfsteigenden" Strome liegendes; *c* quer zur Längsachse durchströmtes Exemplar Auf der Kathodenseite schlagen die Cilien vorwärts, die anodennahen dagegen ruhen. *x—x* Grenze der schlagenden und der ruhenden Cilienbezirke. Verändert nach LUDLOFF.

Hinterendes zu schlagen an, wobei der *wirksame* Schlag *zum Vorderende hin* gerichtet war, also umgekehrt wie beim normalen Schwimmen. Bei Stromöffnung kehrten die wenigen arbeitenden Cilien am kathodennahen Hinterende sogleich wieder in die Ruhelage zurück; alle übrigen Cilien waren stets in Ruhe geblieben. Jetzt wird der Strom gewendet, so daß nun die Kathode dem Vorderende benachbart ist (Abb. 232 *b*); und alsbald schlagen bei Stromschluß, während alle übrigen Cilien dauernd in Ruhe bleiben, die äußersten Cilien des Vorderendes, also wieder die *kathodennächsten* des ganzen Tieres, und der *wirksame Schlag* ist abermals *vorwärts*, vom Hinterende weg gerichtet. Wiederum kehren die einzigen schlagenden (kathodischen) Cilien nach Stromöffnung in die Ruhelage zurück. Betrachtet man ferner ein Tier, das senkrecht zu den Stromlinien liegt (Abb. 232 *c*), so sieht man bei Stromschluß auf der ganzen *kathodennahen* Seite die Cilien *vorwärts* schlagen, auf der anodennahen Seite aber in Ruhestellung verharren. Kurz, bei dieser Stromstärke setzt der Stromschluß bei Tieren mit ruhendem Cilienschlage stets *nur diejenigen Cilien* in Gang, die *der Kathode am nächsten* liegen, und zwar weist die wirksame Richtung ihres Schlages *vorwärts*, genau *entgegengesetzt dem normalen* Cilienschlage beim Vorwärtsschwimmen. Das Gesagte gilt für jede beliebige Raumlage des Tieres.

[1]) LUDLOFF: Untersuchungen über den Galvanotropismus. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 59, S. 525—554. 1895.

Bei *stärkeren Strömen*, von 0,18 Milliampere aufwärts, tritt der abnorme, vorwärtsgerichtete Schlag der kathodennächsten Cilien ebenfalls stets auf, außerdem aber werden die übrigen Cilien, insonderheit die *zur Anode* schauenden, zum *Rückwärts*schlagen (vom Vorderende weg) *im Sinne des normalen Vorwärtsschwimmens* veranlaßt. Beim quer zum Strom liegenden Tiere also schlagen alle Cilien der Kathodenseite vorwärts, alle der Anodenseite rückwärts (Abb. 233*a*). So erhält das Tier einen doppelten Antrieb, sich in der Richtung der Pfeile, d. h. mit dem Vorderende kathodenwärts, in der Papierebene um seinen Mittelpunkt zu drehen, was denn auch tatsächlich eintritt. Liegt das Tier schräg zum Strom

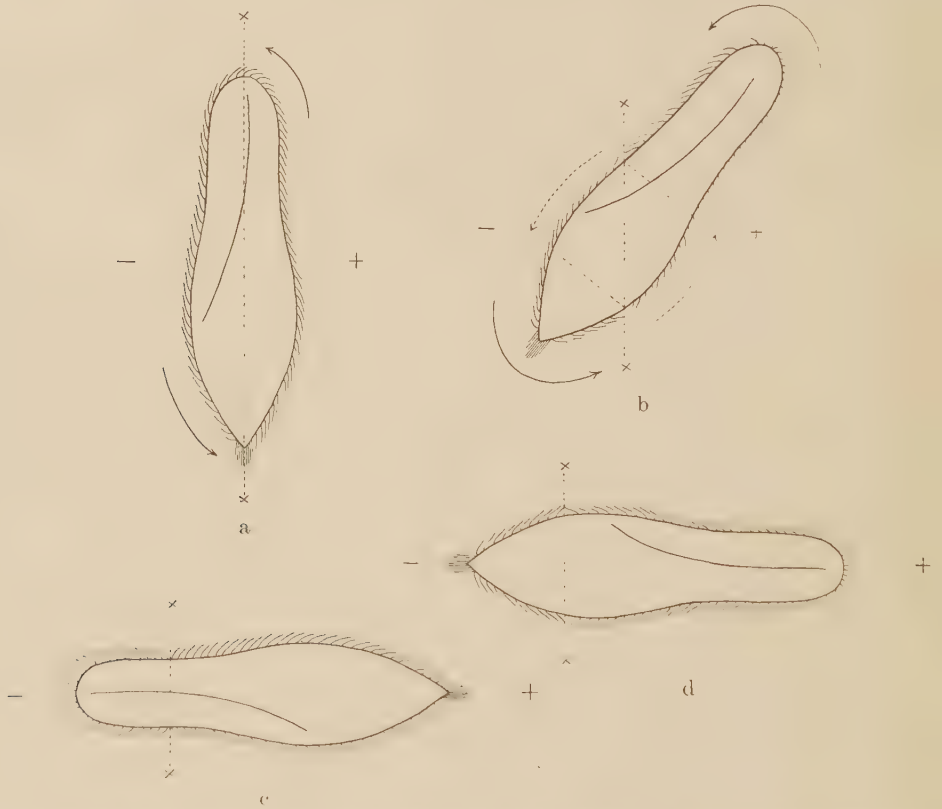


Abb. 233. *Ruhende* Paramaecien bei *wirksameren* Stromstärken. *a* Transversal durchströmt, *b* schief durchströmt. Die ausgezogenen Pfeile geben an, in welchem Sinne die Cilien unterhalb der punktierten Pfeile das Tier zu drehen streben; *c* in kathodischer, *d* in anodischer Einstellung. Die kathodennahen Cilien schlagen vorwärts, die übrigen (anodennahen) schlagen rückwärts. *x*—*x* die Grenzen zwischen vorwärts und rückwärts schlagenden Cilienbereichen. — Bei *frei schwimmenden* Tieren müssen die Cilien sich ebenso verhalten. Verändert nach Ludloff.

(Abb. 233 *b*), so liegen die beiden (stets mit *x* bezeichneten) Scheitelpunkte, in denen die normal und die abnorm vorwärtsschlagenden Cilienbereiche aneinanderstoßen, stets in einer etwa senkrecht zum Strome stehenden Ebene (*x*—*x*). Liegt das Tier mit dem Vorderende genau zur Kathode (homodrom, vgl. Abb. 233*c*), so schlagen bei Stromschluß die Cilien des Vorderendes nach vorn, die Hintercilien nach hinten; sieht das Vorderende aber zur Anode (Abb. 233 *d*), so schlagen die Cilien des Hinterendes verkehrt, nämlich zum Vorderende, und am Vorderende selbst herrscht normaler Cilienschlag nach rückwärts. Je stärker der Strom ist, um so mehr rückt der Querschnitt *x*—*x*, dem die beiden in den ebenen Zeichnungen allein dargestellten Scheitelpunkte angehören, von der kathodennahen Seite fort, d. h. je stärker der Strom, um so mehr Cilien auf der kathodennahen Seite werden gezwungen, in ungewöhnlicher Weise vorwärts zu schlagen (wie normalerweise nur beim rückwärtsschwimmenden Tiere); der Bereich der anodennahen Cilien dagegen, der normal wie

beim Vorwärtsschwimmen, also rückwärts schlägt, wird mit zunehmender Stromstärke immer kleiner.

Das Verhalten der *vor Stromschluß ruhenden* Paramaecien im galvanischen Strome läßt sich also wie folgt zusammenfassen: Ist der Strom genügend stark (Abb. 233), so teilt der sonst stets als einheitliches Ganzes schlagende Cilienmantel (Vorwärtsschwimmen: alle Cilien schlagen rückwärts; Rückwärtsschwimmen: alle Cilien schlagen vorwärts) sich *in zwei durchaus voneinander unabhängige* und geradezu *gegeneinander arbeitende Cilienbereiche: die anodennahen Cilien* schlagen *rückwärts* wie beim normalen Vorwärtsschwimmen, die *kathodennahen* dagegen schlagen *vorwärts* wie beim normalen Rückwärtsschwimmen. Die Grenzlinie der beiden Cilienbereiche steht ungefähr senkrecht auf der Richtung des Stromes. Je stärker der Strom, um so mehr rückt sie von dem kathodennächsten Zellende weg, d. h. um so mehr dehnt sich der Bereich der vorwärts arbeitenden kathodischen Cilien aus.

Diesen Feststellungen am bei Stromschluß ruhenden Tiere von künstlich verminderter Beweglichkeit entspricht nun das Verhalten der unbehindert frei schwimmenden Paramaecien vollkommen. Aus jeder beliebigen Anfangsstellung, die sie bei Stromschluß während ihrer Bewegung gerade einnehmen mögen, drehen sie sich auf dem kürzesten Wege in die Richtung der Stromlinien, das Vorderende der Kathode zuwendend. Den Cilienschlag des rasch schwimmenden Tieres kann man zwar nicht unmittelbar beobachten; doch ist das tatsächliche Bewegungsverhalten genau das, was erwartet werden muß, wenn die Einstellung durch den soeben beschriebenen Drehungsmechanismus erfolgt. Wir können die Figurenfolge Abb. (233) *b*, *a*, *c* geradezu als Momentbilder eines frei beweglichen Paramaeciums auffassen, das in der Stellung *b* vom Strom überrascht wurde und erst in der Stellung *c* zur eingestellten geradlinigen Bewegung überging. Der beschriebene Cilienmechanismus setzt stets ein Drehmoment, das die Drehung des Vorderendes gegen die Kathode zwangsmäßig auslöst und erst in Wegfall kommt, sobald die kathodische Einstellung vollzogen ist.

Ist somit der Mechanismus klar, der das Tier aus beliebigen Ausgangsstellungen in die kathodische Einstellung führt, so bleiben noch die beiden Fälle zu erörtern, in denen das Paramaecium bereits in Richtung der Stromlinien schwimmt, wenn der Stromschluß es überrascht. Beginnen wir mit der *homodromen* Einstellung, Vorderende zur Kathode, also auch dem Endergebnis des beschriebenen Drehmechanismus, so behält das Tier diese Schwimmrichtung weiterhin dauernd bei. Bei geringen Stromstärken wird die Geschwindigkeit zwar stets erhöht, bei solchen von über 0,36 Milliampere (Ludloff) jedoch immer mehr verringert. Auch die Schwimmbahn ändert sich mit zunehmender Stromstärke. Die normale Schwimmbahn ist eine Spirale von äußerst steiler Steigung, die auf einem Zylindermantel mit sehr kleinem Radius verläuft. Die Zylinderachse gibt die Richtung der effektiven Lokomotion an. Je stärker die Stromstärken, um so größer werden nun die Radien der Zylindermäntel und um so flacher der Anstieg der Spiralen; gleichzeitig sinkt, wie gesagt, die Geschwindigkeit, bis endlich bei einer bestimmten Stromstärke das Tier nur noch am Fleck rotiert und gar nicht mehr von der Stelle kommt. Bei noch weiterer Steigerung der Stromstärke endlich beginnt das Tier, unter Beibehaltung seiner kathodischen Orientierung (Vorderende zur Kathode) rückwärts, Hinterende voran, langsam gegen die Anode zu wandern. — Alle diese Erscheinungen bei homodromer Einstellung waren auf Grund von Ludloffs Schema so und nicht anders zu erwarten (vgl. Abb. 233 *c*). Der Kürze halber kann man hier den Vorderabschnitt des Paramaeciums, auf der Kathodenseite von dem Querschnitt $x-x$, als „*Vordertier*“, die Hinterpartie auf der Anodenseite vom Querschnitt $x-x$ aus als „*Hintertier*“ bezeichnen.

Das Hintertier sucht das Ganze vorwärts, das Vordertier sucht es rückwärts zu treiben. Der Strom verstärkt die Flimmertätigkeit, und bei schwachen Strömen sind die kathodischen vorwärts schlagenden Cilien des Vorderendes (Vordertier) so wenig zahlreich, die Linie xx liegt so nahe dem Vorderende, daß die Gegenwirkung des Vordertieres die durch den Strom hervorgerufene Beschleunigung des normal rückwärtsgerichteten Cilienschlages des Hintertieres nicht auszugleichen vermag. So erklärt sich die geringe Beschleunigung der kathodisch gerichteten Bewegung bei geringen Stromstärken. Auch das Beibehalten der Einstellung ist verständlich: solange die Einstellung vollkommen ist, fehlen alle Drehmomente; sowie sie aber leidet, treten sogleich Drehmomente in demjenigen Sinne und Betrage ein, daß die Einstellung sich von neuem herstellt. — Je mehr nun die Stromstärke wächst, um so mehr Cilien werden in den Bereich des Vordertieres einbezogen; so wird der Widerstreit zwischen Vorder- und Hintertier immer heftiger, immer weniger Cilien fördern das Ganze voran, immer mehr Cilien suchen es rückwärts zu treiben; es resultiert die abgewandelte Form der Schwimmbahn und der Eindruck eines „mühsamen Ankämpfens" gegen einen unsichtbaren Widerstand. Endlich kommt der Punkt, wo die entgegengesetzten Impulse sich das Gleichgewicht halten (die Linie x—x liegt dem Hinterende etwas näher als dem Vorderende), und das Tier wühlt ergebnislos auf der Stelle. Bei den größten Stromstärken endlich gewinnt das Vordertier die Überhand, d. h. das ganze Individuum muß rückwärts zur Anode schwimmen.

Werden endlich in genau *antidromer* Stellung schwimmende Tiere vom Strome überrascht (vgl. Abb. 233 *d*), so fehlt natürlich ebenfalls jedes Drehmoment, und die Tiere können tatsächlich auch eine Strecke weit beschleunigt (bei geringen Stromstärken), Vorderende voran, zur Anode eilen. Sowie sich aber zufällig eine leichte Schrägstellung und damit ein Drehmoment ergibt, zeigt es sich sogleich, daß keine echt anodische Galvanotaxis vorliegt: das Tier ist sozusagen im labilen Gleichgewicht und kippt bald in die stabile kathodische Einstellung um.

Damit kann die Darstellung der Tatsachen der Galvanotaxis bei Protisten abgeschlossen werden; einiges weitere wird bei der Besprechung der Theorien zu ihrer Erklärung zur Sprache kommen, der wir uns nun zuwenden.

Theoretisches zur Galvanotaxis der Protozoen.

Wir teilen die Taxien der Protisten in Phobotaxien und Topotaxien ein [Kühn[1])]. *Phobotaxien* führen mittels Schreckreaktionen (motor reaction von Jennings) zu Ansammlungen: Schreckreaktionen sind an sich ungerichtet, und sie bestehen bei Paramaecium in einem Zurückfahren (Rückwärtsschlag der Körpercilien), gefolgt von einer kegelmantelartigen Schwingung um das Hinterende, die in einem beliebigen Punkte abgebrochen wird, worauf das Tier in der nun gerade eingenommenen neuen Richtung vorwärtszuschwimmen beginnt. Dabei weicht das Paramaecium stets nach der aboralen, also nach einer morphologisch bestimmten Seite ab. *Topotaxien* dagegen sind im Sinne der Reizrichtung gerichtete Bewegungen, die also nicht in beliebigen, sondern in bestimmten Richtungen, und zwar nicht in morphologisch, sondern durch den Außenfaktor der Reizrichtung bedingten und festgelegten Richtung erfolgen.

Ist die Galvanotaxis eine Phobotaxis oder eine Topotaxis?

Die Antwort liegt auf der Hand: Die Galvanotaxis ist geradezu das Musterbeispiel einer ideal gerichteten *Topotaxis*. Daß sie mit Schreckreaktionen nichts zu schaffen hat, beweist nicht nur die sofortige Einnahme der von außen her

[1]) Kühn: Die Orientierung der Tiere im Raume. Jena: G. Fischer 1919.

induzierten Schwimmrichtung im Sinne der Stromfäden, die eingehend beschrieben wurde, sondern ferner auch der Umstand, daß die Tiere bei ihrer Einstellung keineswegs stets nach der *aboralen* Seite abweichen wie stets bei den Schreckreaktionen, vielmehr können sie ebensogut auch nach jeder anderen Körperseite, z. B. nach der *oralen*, abweichen [PEARL[1])]. Der Mechanismus der topotaktischen Richtungsnahme, die ausführlich beschriebene Koordinationsstörung des sonst stets einheitlichen Schlages sämtlicher Körpercilien (rückwärtstreibendes Vordertier, vorwärtstreibendes Hintertier), ist nun für die Galvanotaxis eindeutig kennzeichnend; nirgends sonst als gerade im elektrischen Strome finden wir diese eigenartige Reizbeantwortung.

So ergibt sich unmittelbar die weitere Frage, wie der Einstellungsmechanismus in seiner Eigenart verursacht wird.

Die nächstliegende Annahme ist die, daß der galvanische Strom auf die kathodennahen Cilien eine unmittelbare, direkte Wirkung ausübe, mit dem Erfolge, daß sie in abnormer Weise vorwärts schlagen, anstatt rückwärts, wie sie es normalerweise bei der Vorwärtsbewegung gemeinsam mit allen anderen Cilien tun. Diese Annahme der *direkten Bewirkung* ist mehrfach ausgesprochen worden. Besteht sie zu Recht, d. h. richtet der Reiz unmittelbar die kathodischen Cilien? Oder aber hat der Zellkörper bei diesem Zerfallen seines Cilienkleides in gegeneinanderarbeitende Abschnitte eine koordinierende Aufgabe zu erfüllen? Wenn es möglich wäre, einem Paramaecium das Cilienkleid abzuziehen wie das Fell vom Hasen, und es dann in Paramaecienform mit einem indifferenten Medium auszufüllen, das nur imstande wäre, den Cilienschlag zu unterhalten, nicht aber zu koordinieren, so müßte dieses ausgestopfte Tier der Theorie der direkten Bewirkung zufolge im galvanischen Strom dem LUDLOFF-Schema genau so gehorchen wie normale Paramaecien auch und sich infolgedessen genau so galvanotaktisch zeigen wie diese. Wenn das aber nicht zuträfe, so läge es nahe, in den Zelleib etwas dem *Zentrum der Metazoen* Ähnliches einzubauen und die Einstellungsreaktionen analog den Reflexen der mit Nervensystemen ausgerüsteten Metazoen als „*Reflexoide*" (DOFLEIN) zu deuten, wobei vielleicht die Cilien Receptoren und Effectoren zugleich wären und mehr oder minder differenzierte Bahnen im Plasma die Aufgaben der peripherischen Nerven des Vielzellers erfüllten. Um nur einen Autor zu nennen, so spricht ALVERDES[2]), von vornherein vom Vorhandensein des Reflexoidbogens überzeugt, von „Empfindungsreizen", falls der Reiz den Receptor trifft und die ganze Kette durchläuft, von „Funktionsreizen" aber, wenn der Reiz jenseits der Receptoren, vielleicht auch erst jenseits des Zentrums eingreift. Er entscheidet sich bei der Galvanotaxis für den Funktionsreiz, was, soweit ich verstehe, der Theorie der direkten Bewirkung ziemlich nahe käme. Durch Chloroformeinwirkung konnte er nun die Koordination des Cilienschlages bei Stentor aufheben; im elektrischen Strome aber stellte sie sich sogleich wieder her, jedoch im Sinne des LUDLOFFschen Schemas.

Das sieht tatsächlich nach direkter Bewirkung aus: fehlende Koordination des durch Betäubung koordinationsunfähigen Tieres (vergleichbar unserem „ausgestopften" Paramaecium) würde durch den elektrischen Strom neu hervorgerufen, und zwar in der die normale Galvanotaxis kennzeichnenden Weise. Schon VERWORN[3]) aber schließt aus LUDLOFFS Beobachtungen, daß dem nicht so sei, vielmehr komme alles auf die Beeinflussung des Cilienschlages vom Zellkörper aus an. Der Zell*körper* werde durch die Stromwirkung in Vorder- und Hintertier zerteilt, das Cilienkleid aber habe dem Zelikörper zu gehorchen. Leukophrys spatula, ein holotriches Infusor, ist nach VERWORN[3]) zu geregelter Ortsbewegung in bestimmter Richtung normalerweise nicht fähig, indem niemals alle Körpercilien koordiniert zusammen arbeiten, gerade so wie bei dem chloroformierten Stentor von ALVERDES. Bei Leukophrys aber bleibt im galvanischen Strom die Koordinationsunfähigkeit bestehen, es bildet sich kein LUDLOFF-Effekt heraus, das Tier ist dem galvanischen Strom gegenüber refraktär. — Stücke von Bursaria truncatella, die VERWORN durch starke Ströme vom Zelleibe absprengte, zeigten kathodische Galvanotaxis, *falls* sie normalerweise noch eine bestimmte Schwimmrichtung innehatten und stets mit demselben Körperende vorausschwammen [VERWORN[3])], falls sie aber zu geordneter Lokomotion unfähig waren, so gewannen sie diese auch im galvanischen Strome nicht.

KOELSCH[4]) sah auf ausgepreßten Tröpfchen hyalinen Paramaecienprotoplasmas die Cilien zwar schlagen, jedoch völlig ungeordnet, und auch im galvanischen Strome gewannen

[1]) PEARL: Zitiert auf S. 1032, Anm. 3.
[2]) ALVERDES: Zitiert auf S. 1032, Anm. 6.
[3]) VERWORN: Zitiert auf S. 1032, Anm. 1.
[4]) KOELSCH: Zitiert auf S. 1032, Anm. 8.

sie keine Koordination. Besonders diese Beobachtung zwingt fast dazu, unsere oben aufgestellte Frage nach der Fähigkeit des „ausgestopften" Paramaeciums, galvanotaktisch zu reagieren, negativ zu beantworten. So spricht, abgesehen von Alverdes Fall, alles gegen die Theorie einer *rein* direkten Bewirtung und für eine Mitbeteiligung der Zelle bei der Koordinationsleistung. Welche Rolle sollen wir nun dem — morphologisch noch keineswegs sichergestellten, vielmehr erst noch zu entdeckenden — „Reflexoidbogen", insbesondere dessen Koordinationszentrum im Zellinnern für eine Rolle bei der Galvanotaxis zuerteilen?

Man male sich aus, was das hypothetische Koordinationszentrum während einer Einstellungsdrehung den Cilien an Impulsen zusenden müßte. Wird das Paramaecium in der Stellung von Abb. 233 *b*, S. 1034, vom Stromschluß überrascht, so wäre vorerst die dort bezeichnete Cilienstellung zu induzieren. Nun rotiert das schwimmende Tier dauernd um seine Längsachse. Schwämme es also geradlinig (schräg zum Strome, in der Stellung 233 *b*) weiter, so muß während einer vollen Rotation jede Cilie innerhalb des punktierten Gürtels einmal der Kathode, einmal der Anode zugewandt sein, d. h. während einer vollen Rotation zweimal ihre Schlagrichtung wechseln. Doch damit nicht genug. Tatsächlich durchschwimmt das Tier einen Bogen, indem es nacheinander die Stellungen 233 *b*, *a*, *c* einnimmt, und dabei verschiebt sich die Linie x—x, d. h. die Diagonalebene des in Rede stehenden Gürtels, in der Weise, wie die Zeichnungen es lehren. Was also in der Stellung *b* allein für die Gürtelcilien gilt, trifft infolge allmählicher Verbreiterung des Gürtels endlich in Stellung *a* bereits für sämtliche Cilien des gesamten Zellkörpers zu; und erst nach endgültig hergestellter Orientierung (*c*) behalten *alle* Körpercilien unabhängig von der Rotation ihren Schlagsinn unverändert bei. Man wird zugeben, daß die Auslösung und Übermittlung eines derart verwickelten Wechsels von Koordinationsbefehlen eine erhebliche Zumutung an das hypothetische Koordinationszentrum stellt.

Ohne weiteres dagegen wird das Cilienverhalten verständlich, wenn man die Bestimmung des Schlagsinnes, und zwar *allein* diese, den Außenfaktoren (Kathoden- bzw. Anodenzuwendigkeit) überläßt. Dabei soll „Außenfaktor" nicht bedeuten, daß der elektrische Reiz durchaus nur am Zelläußeren angreifen müßte („direkte Bewirkung" auf die Cilien selbst). Die auf S. 1039—1043 vorgetragenen Theorien vermögen teils besser, teils schlechter verständlich zu machen, wie der Zellkörper bei beliebiger Lage im Strome stets sozusagen in ein Kathoden- und ein Anodentier zerfällt, deren Grenze die am bewegten Körper sich bei jeder Einstellungsreaktion verschiebende Ebene x—x der Zeichnungen ist. Lassen wir nun die Eigenschaften, die der Strom dem Kathodentier zuerteilt, die Cilienumkehr (Schlagrichtung zum Vorderende) bewirken, so ist das ganze Ludloff-Verhalten völlig erklärt. In diesem Sinne also ist die Mitwirkung des Zellkörpers als eines auf Strom reaktionsfähigen, in jeder Richtung galvanisch polarisierbaren Substrats unerläßlich. Die normale Koordination des Cilienschlages aber (abgesehen von der von außen her induzierbaren Schlagrichtung) dürfen wir wohl unbedenklich den äußersten Zellschichten, vornehmlich der Pellicula zuschreiben, und des „Koordinationszentrums" glauben wir, vorerst, entraten zu können.

Ganz dieselbe Fragestellung ergab sich auch bei den *rhabdocoelen Turbellarien*. Strudelwürmchen, die ein allseitig wohlausgebildetes vielzelliges Flimmerkleid tragen und sowohl frei schwimmen wie auf Unterlagen gleiten können. Pearl[1]) sah Stenostomum leucops freischwimmend zur Kathode wandern, wobei der Cilienmantel im Sinne Ludloffs in Vorder- und Hintertier zerfiel. Es liegt also die Vorstellung zugrunde, das Rhabdocoel steuere vermittels des Cilienschlages gerade so wie Paramaecium. Während man nun früher auch das Gleiten der Planarien auf Unterlagen lediglich als Wirkung des Cilienschlages auffaßte [Pearl[1])], wird es neuerdings[2]) meist auf Muskeltätigkeit zurückgeführt, und so läßt denn Alverdes[3]) auch Stenostomum mittels einseitiger Kontraktionen der Längsmuskulatur sich kathodisch einstellen, wobei die Cilien sich nicht an der Steuerung beteiligen, vielmehr ständig und unterschiedslos rückwärts schlagen sollen. Nur nach Chloroformnarkose, die im vorgerückten Stadium nicht nur die Muskulatur, sondern auch die Cilien ruhig stellte, soll Stromschluß die von Pearl behauptete Ludloff-Stellung nachträglich hervorrufen (vgl. Stentor!), so daß das vorher wie tot daliegende Tier nun kathodisch reagiere. Diese Analogie im Verhalten des vielzelligen Flimmerkleides mit dem des Einzellers, wie sie ja übereinstimmend von Pearl und Alverdes beobachtet wurde, ist an sich von hohem Interesse. Hinsichtlich ihrer Bedeutung zur Entscheidung der Frage nach der direkten Bewirkung aber ist Zurückhaltung am Platze, solange es sich, wie oben bei Stentor, um eine isolierte Angabe handelt, der zahlreiche gegensinnige an Protisten entgegenstehen.

[1]) Pearl: Movements of fresh-water planarians. Quart. journ. of microscop. science N. S. Bd. 46, insbes. S. 685—695. 1903.

[2]) Stringer, C. E.: The means of locomotion in Planarians. Proc. of the nat. acad. of sciences (U. S. A.) Bd. 3, S. 691—692. 1917.

[3]) Alverdes: Zitiert auf S. 1032, Anm. 6.

Ähnlich eingehende Analysen des Cilienverhaltens wie für Paramaecium besitzen wir sonst nur für wenige Formen (Opalina, Balantidium, Nyktotherus, Spirostomum und wenige andere). Soweit jedoch die Erfahrung nach Befunden zahlreicher Autoren reicht, scheint der von Ludloff entdeckte *Steuerungsmechanismus bei sämtlichen Infusorien*, die eine Galvanotaxis zeigen, *verwirklicht* zu sein, wenn man von unwesentlichen Modifikationen absehen darf. Die Steuermechanismen der Flagellaten sind viel weniger klargestellt worden.

Hauptsächlich in der älteren physiologischen Literatur findet man zahlreiche Versuche, das Auftreten der Galvanotaxis physikalisch-chemisch zu erklären. Anfänglich wurde besonders oft die Vermutung ausgesprochen, es handle sich um reine *Elektrophorese*. Diese Meinung läßt sich nicht treffender ablehnen als mit Jennings Worten, die Kataphoresetheorie wolle erklären, daß sich die Protisten *bewegen*; bekanntlich aber bewegen sie sich auch ohne galvanische Reizung. Folglich brauchen wir nur zu erklären, daß sie sich im Stromfelde *gerichtet* bewegen. Der Richtungsmechanismus aber bedient sich nachweislich des geschilderten Cilienverhaltens. Somit ist eine jede Erklärung zu verwerfen, die nicht imstande ist, gerade die Verursachung des Steuerungsmechanismus der Bewegungsorganellen zu erklären. Das gilt ganz allgemein, nicht nur gegen die Kataphoresetheorie. Außerdem lassen sich gegen diese unschwer zahlreiche weitere Einzelheiten anführen, die ihre Durchführbarkeit bestimmt ausschließen. Schon bei den Bakterien war es möglich, Kataphorese (bei hohen Stromstärken, lebende und tote Bakterien verhalten sich gleich) und echte Galvanotaxis als Reizreaktion des selbstredend nur lebenden Organismus zu unterscheiden (vgl. S. 1031). Vollends bei den Protisten mit geordneter Eigenbewegung hat niemand jemals Kataphorese der getöteten Zelleiber bei den geringen Stromstärken gesehen, die bereits die lebenden Zellen richten. Und selbst bei starken Strömen ist die Kataphorese unbelebter Partikel unschwer von den aktiven Bewegungen der lebenden Tiere zu unterscheiden. Oftmals wandern die Tiere in umgekehrter Richtung wie die Partikel, und stets mit wesentlich größerer Geschwindigkeit als diese[1]). Da nun ceteris paribus die elektrophoretische Transportgeschwindigkeit umgekehrt proportional dem Teilchendurchmesser ist (die Ladungsgröße ist umgekehrt proportional seinem Quadrat) [Tschermak[2]), S. 624], so müßte man erwarten, daß die großen Zelleiber langsamer verfrachtet würden als die kleinen leblosen Partikelchen; das Gegenteil jedoch ist der Fall. Verworn[3]) sah freibewegliche Exemplare von Polytoma uvella zur Anode schwimmen (echte anodische Galvanotaxis); unbeweglich daliegende Exemplare aber wurden im gleichen Präparat gleichzeitig vom Strom zur Kathode getragen (Kataphorese), wenn der Stromschluß nicht ihre Eigenbeweglichkeit wachrief; und die kataphoretische Verfrachtungsgeschwindigkeit war wesentlich geringer als die der galvanotaktischen Eigenbewegung. Der beste Beweis aber ist die nie versagende Präzision des Ludloff-Mechanismus sowie das Fehlen der Galvanotaxis bei Formen, die auch im stromlosen Präparat nicht zu gerichteten Bewegungen fähig sind (vgl. S. 1031/2, 1037). Wie wollte man endlich durch reine Kataphorese das Verhalten von Oxytricha u. a. erklären, die sich bei Stromschluß zwar kathodisch einstellen können, ohne jedoch zu Ortsbewegungen übergehen zu müssen?

Kurz, es darf als sicher gelten, daß die Galvanotaxis der Protisten keine passive Verfrachtung, sondern vielmehr aktive Reizbeantwortung darstellt. Wo aber elektrische Ladungen von genügender Größe in den Zellen vorhanden sind, da ist offenbar so gut wie immer die vom Strom gerichtete galvanotaktische Eigenbewegung stärker als die passive kataphoretische Verfrachtung. An die experimentell wohl recht schwierige Aufgabe (vgl. S. 1029 30), in solchen Fällen die beiden wirksamen Prinzipien zu trennen, etwa indem man durch Veränderung der Leitfähigkeit des Mediums in erträglichen Grenzen die Kataphorese ausschaltete und nur die Reizwirkung des Stromes zur Geltung kommen ließe, scheint sich bisher noch niemand gewagt zu haben.

Wenn also die aktiven Bewegungen der Protisten im Strom zwar niemals als rein kataphoretische, d. h. rein passive aufgefaßt werden können, so besteht aber doch die Möglichkeit einer *mittelbaren* Beteiligung des Kataphoreseprinzips. So erblickten Coehn und Barrat[1]) in dem kataphoretischen Zuge, den das elektrisch geladene Tier im Strome erleide, den unmittelbar bewegungsrichtenden *Reiz*, der das Tier veranlasse, in gewohnter Weise, jedoch in der Richtung des kataphoretischen Zuges gerichtet zu schwimmen. Das Ent-

[1]) Statkewitsch: Zitiert auf S. 1032, Anm. 8. — Coehn u. Barrat: Über Galvanotaxis vom Standpunkt der physikal. Chemie. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 5, S. 1—9. 1905.

[2]) Tschermak: Allgem. Physiologie. Bd. I, insbes. S. 596--634, Cytoelektrik. Berlin: Julius Springer 1924.

[3]) Verworn: Zitiert auf S. 1032, Anm. 1, Bd. 46.

stehen der Ladung erklären sie durch die Annahme, die Zellmembran sei für An- und Kationen der im Medium gelösten Salze verschieden durchlässig. Ist sie z. B. für Cl^- leicht, für Na^+ schwer durchlässig, so wird in einer hypotonischen Salzlösung (z. B. Süßwasser) Cl^- in stärkerem Maße aus dem Zellleibe herausdiffundieren als Na^+. Der Zellleib würde, sich also mit Na^+-Ionen anreichern, und damit wäre ein kataphoretischer Zug gegeben, dem die Tiere nur aktiv zu folgen brauchten, und ihre kathodische Galvanotaxis wäre erklärt. In hypertonischer NaCl-Lösung aber würden mehr Cl^--Ionen in die Zelle eintreten, als gleichzeitig Na^+-Ionen hineindringen, es entstünde negative Ladung und demnach anodische Galvanotaxis. Tatsächlich sahen die Autoren nun Paramaecien in 0,01 n-, also hypotonischer NaCl-Lösung kathodisch, in hypertonischer 0,1 n-NaCl-Lösung aber nach 2—3 Minuten anodisch werden. Es handelt sich im letzteren Falle um echte anodische Galvanotaxis: das Tier schwimmt mit dem Vorderende vorangerichtet zur Anode, der Ludloff-Effekt der Cilien ist umgekehrt wie bei der kathodischen Galvanotaxis [Bancroft[1])]. Nur Elektrolyte durften zur Erhöhung des osmotischen Druckes verwandt werden, falls anodische Galvanotaxis auftreten sollte: Bicarbonatlösung wirkte ebenso wie NaCl, Rohrzucker in äußerst starker Konzentration dagegen brachte die kathodische Galvanotaxis nicht zum Umschlagen. — Auch diese Vorstellung aber stößt auf unüberwindliche Schwierigkeiten. Erstens ist nämlich das Verhalten in Salzlösungen nach Bancroft[1]) sehr viel verwickelter, als Coehn und Barrat es annahmen; so lösten zwar tatsächlich viele Salze in niederer Konzentration kathodische, in höherer anodische Galvanotaxis aus; bei noch weiterer Steigerung der Konzentration aber fiel die Galvanotaxis ganz aus, wo nach Coehn und Barrats Theorie die negative Ladung und damit die anodische Galvanotaxis sich hätte weiter verstärken müssen. Es kommt vielmehr nach Bancroft vorwiegend auf das Verhältnis der Konzentration der Ca-Ionen zu der Konzentration gewisser Salze (S) an, die anodische Galvanotaxis oder refraktäres Verhalten bedingen. Ist dieser Quotient $\frac{[Ca]}{[S]}$ sehr klein, sind relativ fast gar keine Ca-Ionen vorhanden, so fehlt Galvanotaxis überhaupt. Wird der Bruch etwas größer, so erhält man anodisches Verhalten, bei weiterer Steigerung der relativen Ca-Konzentration endlich tritt kathodische Galvanotaxis auf. Kurz, es spricht nicht nur die Konzentration der Elektrolyten, sondern in weitgehendem Maße auch ihre Natur mit. Ferner spielt die Vorgeschichte der Tiere eine Rolle. So waren in Kochsalzlösungen gezüchtete Paramaecien in sehr schwachen Kochsalzlösungen anodisch, worin normal gehaltene Stämme stets kathodisch reagierten. Umgekehrt können sie in Lösungen, die normale Tiere anodisch machen, kathodisch reagieren (Jennings, S. 253). — Endlich wäre es wohl unmöglich, nach Coehn und Barrats Theorie das Rückwärtsschwimmen zur Anode bei starken Strömen in normalem Medium zu erklären. Ist die Ladung nur vom Außenmedium abhängig, so kann sie bei Änderungen der Stromstärke ohne Änderung im Medium ihren Sinn nicht wechseln; die Tiere müßten also, wenn immer größere Stromstärken an der konstanten Ladung angreifen, um so rascher zur Kathode hineilen, anstatt in Wirklichkeit rückwärts zur Anode zu schwimmen. Nur der oben (S. 1035 6) geschilderte Cilienmechanismus kann dies merkwürdige Verhalten erklären, nicht aber die Theorie der Autoren.

In ähnlichen Bahnen bewegt sich auch Carlgrens[2]) Gedankengang. Er geht aus von den Deformationen, die der Zellkörper in starken elektrischen Strömen erleidet. Festgelegte Volvoxkolonien schrumpfen auf der Anodenseite und werden an der Kathodenseite aufgetrieben; die kugelförmige Kolonie plattet sich also ab, und zwar verkürzt sich die Hauptachse (d. h. die Verbindungslinie des Kugelmittelpunktes mit dem morphologisch definierten Vorderpol der Kugel, der bei der Bewegung stets voran geht), während die Querachse sich entsprechend verlängert. Die im Kugelinnern aufgehängten Parthenogonidien wandern, soweit die Plasmodesmen es zulassen, zur Anode hin. Ebenso verhalten sich auch mit Formalin abgetötete Kolonien. Dementsprechend sind die häufig beschriebenen Körperdeformationen von Paramaecium in starken Strömen (keulenförmige Verbreiterung und Auftreibung am kathodennahen Vorderende, Einschrumpfen am anodischen Hinterende, wobei ein flaschenhalsartiger freistehender Zipfel stehenbleibt) ebenso wie an lebenden, so auch an toten Tieren zu beobachten, falls nur keine wasserentziehenden Reagenzien zur Abtötung dienten. Ist aber das Tier so weit geschädigt, daß die Körnchen im Plasma beweglich werden, so wandern diese zur Anodenseite. Kurz, in beiden Fällen findet im Zellkörper ein elektroendosmotischer Wassertransport zur Kathode hin, gleichzeitig elektrophoretische Verfrachtung von Partikeln zur Anode hin statt. Carlgrens Hypothese besagt nun, daß

[1]) Bancroft: Concentration of Ca-ions. Journ. of physiol. Bd. 34, S. 444—462. 1906. — Bancroft: Control of galvanotaxis by chemical substances. Univ. of California publ. in physiol. Bd. 3, S. 21—31. 1906.

[2]) Carlgren: Einwirkung des konstanten galvanischen Stromes auf niedere Organismen. Arch. f. Physiol. 1900, S. 49—75, 465—480.

diese im Zellkörper nachweislichen Wanderungen von Zellbestandteilen den unmittelbaren Reiz für die galvanotaktischen Bewegungen abgäben. Wir kommen auf sie noch einmal zurück (S. 1043).

Pearl[1]) machte demgegenüber auf folgende eigene Beobachtung aufmerksam. Während die Cilien der Kathodenseite bei quer zum Strom ruhend daliegenden Colpidien, Paramaecien, Stentoren und Hypotrichen vorwärts schlugen, strömten unmittelbar unter ihnen die Plasmakörnchen dem kathodischen Körperrande entlang rückwärts; auf der Anodenseite schlagen umgekehrt die Cilien rückwärts, und unter ihnen strömen die Körnchen entlang dem Anodenzellrande vorwärts. Beim Stromwenden erfolgt die bekannte Umkehr der Cilienschläge, und genau gleichzeitig mit dieser kehren auch die Körnchenströme um, so daß abermals überall und dauernd Cilienschlag und Körnchenströmung entgegengesetzte Richtung haben. So ergibt sich die Möglichkeit, im Gerichtetsein der Körnchenströmungen die Ursache der Richtung des Cilienschlages und damit der galvanotaktischen Einstellung zu erblicken. Stellt man sich nämlich die Cilien als starre zweiarmige Hebel vor, deren Drehpunkt in der Pellicula liegt, so wird der Endoplasmastrom den kurzen Hebelarm einwärts vom Drehpunkt mit sich führen wie die Hand des Ruderers den Ruderabschnitt im Boote, der äußere freie Hebelarm aber schlägt damit natürlich im entgegengesetzten Sinne aus. — So bestechend diese Annahme erscheint, so würde Pearl sie doch kaum verfochten haben, wenn er, anstatt nur quer zum Strom liegende, auch *in* der Stromrichtung orientierte Paramaecien untersucht hätte. Würden die Pearlschen Plasmaströme tatsächlich an jeder Stelle der Körperoberfläche Richtungen einhalten, die dem dort herrschenden Cilienschlage entgegengesetzt sind, so müßten sie beim kathodisch orientierten Tier so verlaufen, wie Abb. 234 a es andeutet, beim anodisch eingestellten aber entsprechend Abb. 234 b. Dort müßten sich peripherische Plasmaströme im Querschnitt x—x begegnen und also wohl in tiefer gelegenen Zonen wieder gegen die Zellenden abströmen, hier wäre das umgekehrte Verhalten zu erwarten. Was man jedoch tatsächlich beobachtet [Wallengren[2])], ist die allbekannte Cyclose, die in einfacher Kreisbahn herumfließt und vom elektrischen Reiz offenbar ganz unabhängig ist; erst bei beginnender Auflösung des Zelleibes steht sie still. Somit ist Pearls Theorie der Galvanotaxis sicherlich undurchführbar.

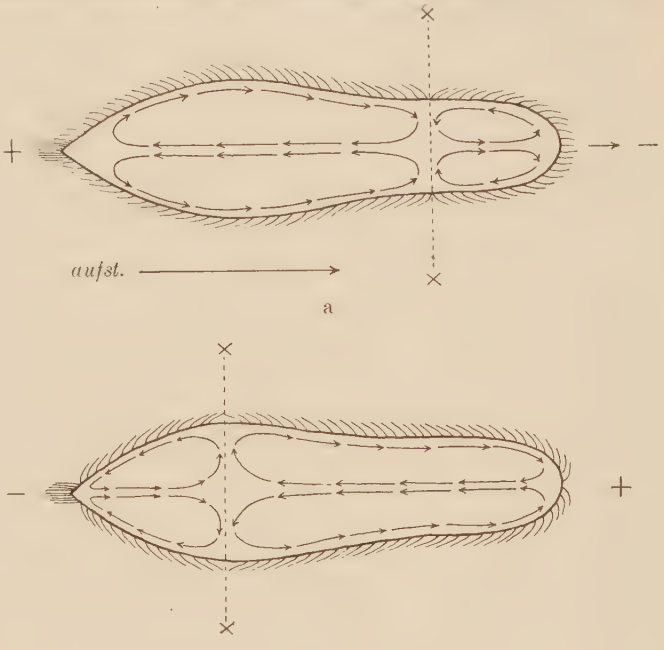


Abb. 234. Paramaecium in kathodischer (a) und anodischer (b) Einstellung im galvanischen Strome (Vorderende stumpf, Hinterende spitz, Peristom nicht angedeutet) zur Veranschaulichung des Cilienschlages nach Ludloff und der Körnchenströmungen, die stattfinden müßten, wenn Pearls Hypothese richtig wäre.

Von ganz anderen, nämlich den elektrolytischen Wirkungen des Stromes ging Loeb-Budgetts[3]) Theorie aus. Man muß dabei die äußere Elektrolyse im Außenmedium und die innere im Zelleibe streng auseinanderhalten. Bei der vom galvanischen Strom beschleu-

[1]) Pearl: Zitiert auf S. 1032, Anm. 3.
[2]) Wallengren: Zitiert auf S. 1032, Anm. 3, III.
[3]) Loeb u. Budgett: Zur Theorie des Galvanotropismus. IV. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 65, S. 518—534. 1897.

nigten Elektrolyse, sagen wir von NaCl, im Außenmedium wird sich von außen her auf dem Zellleibe auf seiner anodennahen Seite Na^+ abscheiden und, nach Loebs Ansicht, dort mit freien Hydroxylionen des Wassers zu NaOH zusammentreten; auf der kathodennahen Seite aber wird sich Cl^- anlagern und zur lokalen Bildung von HCl führen können. Kurz, allgemein werden außen auf der Anodenseite des Zellkörpers Alkalien, auf der Kathodenseite aber unter Umständen Säuren entstehen. Nun zeigen die Paramaecien gegenüber Alkalien negative Chemotaxis, gegen verdünnte Säuren aber positive. So würde dann das Paramaecium durch doppelte Bewirkung zur Kathode gedrängt, indem es auf der Anodenseite vor Alkali flöhe und auf der Kathodenseite der Säure zustrebte. Gleichzeitig werden umgekehrt im Innern der Zelle negative Ladungen zur anodischen Zellseite, positive zur kathodischen Seite kataphoretisch hingeführt werden, was zufolge Loebs Elektrotonustheorie gleichbedeutend ist mit dem Auftreten von Katelektrotonus in den kathodennahen, von Anelektrotonus in den anodennahen Zellpartien. Wo das Pflügersche Gesetz (Erregung von der Kathode ausgehend) gilt, dort überwiege die innere, wo umgekehrt die Anode vorwiegend Erregung zeigt, dort sei die äußere Elektrolyse wirksamer. Doch ist endlich auch der Fall denkbar, daß beide Wirkungen sich summieren. Würden wir bei Paramaecium z. B. den Vorwärtsschlag der kathodischen Cilien (des Vordertieres) als katelektrotonische Erregungswirkung betrachten dürfen, so wäre damit auch der Ludloff-Mechanismus und zugleich die Galvanotaxis erklärt. Loeb hat diesen Gedankengang nicht soweit verfolgt, wie hier angedeutet. Er hält, indem er das Hauptgewicht auf die äußere Elektrolyse legt, die *Galvanotaxis für nichts als Beantwortung chemischer Reize.*

Unter Loebs Anhängern ist besonders Dale[1]) zu nennen, der die im Froschdarm parasitierenden Infusorien in verschiedenen Medien untersuchte. Er fand, daß der *Sinn der Chemotaxis* in demselben Sinne *von der Reaktion des Mediums abhänge* wie die Galvanotaxis; schlägt die eine, so schlägt gleichzeitig auch die andere um. Doch waren die Tiere, gerade umgekehrt, wie Loebs Theorie es erwarten läßt, anodisch, solange sie säurepositiv reagierten, und kathodisch, solange Alkalien sie anzogen. Dale ließ auch noch Rheotaxis im durch den galvanischen Strom erzeugten Wasserstrom mitsprechen. — Auch dieser Theorie erwachsen Schwierigkeiten, vorerst physikalisch-chemische, auf die seit Ostwalds Referat der Loebschen Arbeit mehrfach hingewiesen wurde[2]), und ferner auch physiologische. Chemische Reize lösen bei Paramaecium fast ausschließlich Fluchtreaktionen aus; das Zustandekommen chemotaktischer Ansammlungen (von chemotaktischer *Einstellung* zu reden, hat heute, von einem isolierten Falle abgesehen, überhaupt keinen Sinn) bildet ein Musterbeispiel für Phobotaxien: demgegenüber erweist sich die Galvanotaxis als ideal gerichtet, als typische Topotaxis (vgl. S. 1036), die bei geeigneten Versuchsbedingungen mit der Konstanz und Präzision eines physikalischen Experimentes eintritt.

Loeb und Budgett hatten es unterlassen, die postulierten Störungsvorgänge an der Zellhülle in Modellversuchen zu studieren. Diese Lücke füllten Bethe und Toropoff[3]) aus. Beim Durchleiten des galvanischen Stromes durch eine Elektrolytkammer, die durch eine poröse Membran in eine anodische und eine kathodische Hälfte geteilt ist, zeigen sich alsbald Änderungen der Konzentration der Neutralsalze links und rechts der Membran, ferner auch Änderungen der ($H^·$) und endlich Wasserbewegung durch die Membran hindurch. Größe und Sinn dieser Änderungen hängen ab von der Stromstärke, der Temperatur, den verwendeten Ionenkombinationen und endlich besonders von der ($H^·$) der Ausgangslösung. — Wie im Modellversuch, so muß es auch im lebenden Gewebe [Bethe[2])] an jeder kolloidalen Membran, ja überall, wo verschiedene kolloidale Phasen aneinandergrenzen, zu denselben capillarelektrischen Erscheinungen kommen wie im Modellversuch. Stengelzellen von Tradescantia myrtifolia, die einen umschlagenden Farbstoff enthalten, färbten sich auf ihrer Anodenseite grün (Alkali), auf der Kathodenseite rot (sauer). Der Verdacht, es möchte Elektrolyse an den Elektroden die Erscheinung hervorgerufen haben, wird durch die Tatsache entkräftet, daß die in der Stromrichtung hintereinanderliegenden Zellen sich alle übereinstimmend verhielten, so daß dies- und jenseits jeder Zellmembran Rot und Grün zusammenstießen. Damit ist im lebenden Gewebe dieselbe Änderung der ($H^·$) beiderseits der (Zell-)Membranen nachgewiesen, wie im Modellversuch. So kommt Bethe zu der Vermutung, die beschriebenen capillarelektrischen Vorgänge, an der Zellmembran oder an irgendwelchen Phasengrenzen im Zellinnern sich abspielend, möchten auch die unmittelbare Ursache der Galvanotaxis darstellen. Die schon oben gestreifte Erklärung Bancrofts, Erregbarkeitssteigerung und Erregbarkeit (Katelektrotonus) beruhe auf Herabsetzung der (Ca), Erregbarkeitsminderung (Anelektrotonus) aber auf (Ca)-Steigerung, lehnt Bethe ab.

[1]) Dale: Zitiert auf S. 1036, Anm. 7.

[2]) Bethe: Capillarchemische (capillarelektrische) Vorgänge als Grundlage einer allgemeinen Erregungstheorie. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 163, S. 147—178. 1916.

[3]) Bethe u. Toropoff: Elektrolytische Vorgänge an Diaphragmen. Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. 88, S. 686—742. 1914 u. Bd. 89, S. 597—637. 1915.

Am meisten nähert sich seine Vorstellung der von Carlgren (vgl. S. 1040/1), nur daß das Hauptgewicht anstatt auf die bei den gebräuchlichen Stromstärken und Potentialdifferenzen wenig ausgiebige Elektroendosmose bzw. Elektrophorese in der Zelle, vielmehr auf die Konzentrationsänderungen der Ionen verlegt wird. Bethe gibt auch Wege an, seine Hypothese experimentell zu prüfen, wobei die Forderung der Umkehr des Sinnes der Galvanotaxis mit den Reaktionsänderungen des Außenmediums an erster Stelle steht. Daß derartige Beobachtungen vorliegen [Abbott und Life[1]), Dale[2]), Greeley[3])], wurde bereits erwähnt, andererseits aber auch, daß die Frage noch nicht spruchreif ist (Bancroft, vgl. S. 1040).

Zusammenfassend läßt sich sagen: Manche der vorgetragenen Theorien sind sicher falsch, keine ist bisher bewiesen; dennoch dürfte vor allem in den zuletzt aufgezählten ein richtiger Kern stecken, der als Arbeitshypothese bei weiteren Untersuchungen sich als fruchtbar erweisen möchte. Vielleicht gelingt es einmal, durch mikrochemische Reaktionen lokalen Veränderungen im Zelleibe beizukommen, die wahrscheinlich das verschiedene Cilienverhalten des Vorder- und Hintertieres mitbedingen. Vorher wird der Theorienstreit kaum zur Ruhe kommen, es sei denn aus mangelndem Interesse.

Die ungewöhnliche Anteilnahme, die vorwiegend Physiologen der neuentdeckten Galvanotaxis entgegenbrachten und die mit den Jahren immer mehr abflaute, dürfte wohl der Hoffnung entsprungen sein, hier in einem scheinbar einfach gelagerten Falle am ehesten zu wirklichem Verständnis der Auslösung und des Mechanismus einer Reizbeantwortung zu kommen. Die Hoffnung gründete sich auf die besonders gute Bekanntschaft mit dem vorzüglich dosierbaren Reiz und seinen allgemeinen physiologischen Wirkungen. Daß diese Hoffnung trotz sehr vieler Experimente und scharfsinniger Gedankenarbeit bisher unerfüllt blieb, nimmt uns nicht wunder; denn auch in der Muskel- und Nervenphysiologie, den eigentlichen Domänen der elektrischen Reize, herrscht noch keine Klarheit über die unmittelbaren Ursachen der Reizerscheinungen, und ebensowenig ist es bisher gelungen, Beantwortungen anderer als elektrischer Reize durch Protozoen von Grund aus zu verstehen. So muß es vorerst genügen, daß Wege aufgezeigt wurden, auf denen die Erreichung des Zieles vielleicht einmal gelingen mag.

Galvanotaxis und Reaktionen auf andere Reize.

Endlich bleibt das Verhältnis der Galvanotaxis zu anderen Taxien zu besprechen. Wie groß ist der physiologische Wert des elektrischen Reizes im Verhältnis zu mechanischen, chemischen und Schwerereizen? Wie reagiert das Tier beim Interferieren der anderen Reizarten mit dem elektrischen Reize?

Bei *Berührung* mit festen Gegenständen, welche den Cilienschlag vorübergehend stillstellen kann (*Thigmotaxis*), bedarf Paramaecium doppelt und dreifach stärkerer Ströme, um sich loszureißen und in kathodische Fahrt zu kommen, als solche bei freischwimmenden Tieren lediglich zur Richtungseinstellung erforderlich waren. Dieser Umstand führte ja zur Entdeckung des Ludloff-Effektes (vgl. S. 1033). Bei optimalen Stromstärken zeigen Tiere, die mit dem Wasserspiegel oder dem Glase in Kontakt geraten, Transversaleinstellung, wobei das Peristom der Kathode zugewandt wird (Interferenz zwischen Thigmotaxis und Galvanotaxis), und dasselbe gilt vielleicht in noch höherem Maße für die sonst bekannten Fälle der normalerweise transversalen Galvanotaxis, die sich meist bei Formen verwirklicht finden, die mehr oder weniger an die Unterlage gebunden erscheinen [besonders Hypotrichen, Pütter[4])]. Bei starken Strömen

[1]) Abbott u. Life: Zitiert auf S. 1031, Anm. 6.
[2]) Dale: Zitiert auf Seite 1032, Anm. 7.
[3]) Greeley: Zitiert auf S. 1032, Anm. 5.
[4]) Pütter: Zitiert auf S. 1032, Anm. 3, I.

endlich können thigmotaktische Paramaecien rückwärts zur Anode gleiten, und zwar schon bei geringerer Stromstärke als freischwimmende, offenbar, weil der Reizwert der Berührung im Verhältnis zu dem elektrischen Reizwerte für das Hintertier größer ist als für das Vordertier (Jennings, S. 144).

Wenn der elektrische Reiz mit *chemischen* Reizen interferiert, so erweisen sich die chemischen bei geringen Stromstärken als die wirksameren. Liegt z. B. eine wohlumgrenzte Zone erhöhter CO_2-Spannung zwischen den Elektroden, die als Falle wirkt, so zeigen die Paramaecien innerhalb der CO_2-Ansammlung zwar die normale, gut gerichtete Bewegung zur Kathode; an der Grenze der Ansammlung aber geben sie die Schreckreaktion, die sie in sonst beliebiger Richtung, jedoch stets ins Innere der Ansammlung zurückführt. So kann man hier in regelmäßigem Wechsel topische (Galvanotaxis) und phobische Bewegungen (Chemotaxis) alternieren sehen. Treten bei Anwendung metallischer Elektroden an diesen Elektrolyseprodukte auf, so sieht man stets die der Elektrode benachbarten Zonen freibleiben, wiederum weil an der Zone des Konzentrationssprunges Schreckbewegungen eintreten. Erst starke Ströme zwingen das Tier über die Grenze zur Kathode und damit in den Tod.

Interferiert endlich der elektrische Reiz mit dem *Schwerereiz* (senkrechte Röhre mit endweise angelegten unpolarisierbaren Elektroden), so wird in normalen Medien die negative Geotaxis von der kathodischen Galvanotaxis vollkommen ausgelöscht: Die Tiere schwimmen gerichtet die Rohrlänge entlang zur Kathode, je nach ihrer Lage genau so rasch und gut gerichtet abwärts wie aufwärts. Auch allen anderen Reizarten gegenüber erweisen sich die Schwerereize normalerweise als die am wenigsten wirksamen. Nun läßt sich aber die geotaktische Stimmung durch Erhöhung der CO_2-Spannung des Mediums derart erhöhen, daß der Schwerereiz übermächtig wird und sämtliche anderen Reizarten, auch den elektrischen, an Wirksamkeit übertrifft. So sieht man denn in optimaler CO_2-Konzentration die Tiere stets ideal gerichtet senkrecht aufwärts schwimmen, auch dann, wenn die Kathode unten liegt, und das selbst bei optimalen Stromstärken. Geht man jedoch, immer bei unten liegender Kathode, zu unteroptimalen CO_2-Spannungen und Stromstärken über, so lassen sich die beiden Reize in jedes beliebige Kräfteverhältnis bringen, derart, daß die Tiere je nachdem entweder vorwiegend geotaktisch oder vorwiegend galvanotaktisch reagieren, d. h. verzögert aufwärts bzw. abwärts schwimmen. Und hat man endlich die Reizwerte genau gleich wirksam gemacht, so führen die gleichsam im Raume festgenagelten Tiere eine Umkehrreaktion nach der anderen aus, ohne doch vom Fleck zu kommen [Koehler[1])].

Vielzellige.

Wenn es schon bei den Protozoen nicht gelang, die Galvanotaxis ihrem Wesen nach völlig zu verstehen, so nimmt es nicht wunder, daß bei den *Metazoen* noch weniger Klarheit herrscht. Stellen wir uns einen in der Badewanne untergetauchten Menschen vor, während der elektrische Strom das Wasser durchsetzt. Er würde Hautsensationen von sehr verschiedener Art sowie im Munde elektrischen Geschmack empfinden, Lichterscheinungen zu sehen glauben und infolge von Labyrinthreizung sein Gleichgewicht in der Weise gestört fühlen, daß er zur Anode zu fallen vermeinte. Ferner könnte er je nach den Umständen von Muskelzuckungen belästigt werden, vielleicht auch in einen narkoseähnlichen Zustand verfallen u. a. m. — Bekanntlich sind die Erfolgsorgane der Metazoen,

[1]) Koehler: Über die Geotaxis von Paramaecium. Arch. f. Protistenkunde Bd. 45, insbes. S. 37—39. 1922.

die Muskeln und Drüsen, durch den galvanischen Strom unmittelbar erregbar. Ferner spricht das Nervensystem in allen seinen Teilen, peripheren wie zentralen, auf galvanische Reize an, und das gleiche gilt endlich auch für vielleicht sämtliche Receptoren. Kurz, jede beliebige Stelle der Reflexbögen des Vielzellers dürfte in vielen Fällen elektrisch erregbar sein. So ist bei Versuchsanordnungen, wo die Stromfäden den ganzen Tierkörper durchsetzen und gleichzeitig zu sämtlichen Teilen aller Reflexbögen Zutritt haben, von vornherein mit höchst komplexen Ergebnissen zu rechnen, die erst auf ihre Einzelursachen zurückgeführt werden müssen, bevor ein eindringendes Verstehen zu erhoffen ist. Auch die weitgehende Verschiedenheit der Organisation bei den einzelnen Metazoenkreisen läßt wenig Hoffnung, durchgehende Ergebnisse zu erzielen.

Allgemeine Tatsachenübersicht.

Fassen wir zuerst wieder die groben Tatsachen zusammen. Unter den *Coelenteraten* verhielten sich Spongienlarven, Anthozoenlarven (Carlgren[1])] und die Rippenqualle Pleurobrachia [Hyman und Bellamy[2])] völlig refraktär. Hydren reagieren durch Kontraktionen, gelegentlich aber auch durch Einstellung in wechselvoller Weise [Pearl[3])], Alverdes[4]), Hydroidpolypenstöckchen wendeten ihre distalsten Hydranthen zur Kathode[2]). Magenstiel und Tentakel der Meduse Polyorchis streckten sich ebenfalls zur Kathode [Bancroft[5])]; abgeschnittene Tentakel, quer durchströmt, krümmen sich U-förmig, indem sie beide freien Enden der Kathode zukehren.

Bei *Würmern* gibt es zahlreiche positive Angaben. Über die kathodische Galvanotaxis von Stenostomum wurde schon berichtet (S. 1038). Auch Planarien können kathodisch kriechen, wobei die Einstellung durch Kontraktion der kathodennahen Längsmuskulatur bewirkt werden dürfte (Alverdes); bei starken Strömen[2]) kann das Tier U-Form annehmen, indem es auf die Seite fällt und beide Körperenden der Kathode zuwendet. Ähnlich verhält sich auch der querdurchströmte Regenwurm [Moore[6])]; daß es sich dabei nicht um Kataphorese handelt, folgt aus der Tatsache, daß der Wurm sich in der Luft genau so verhält wie im Wasser, was übrigens auch für Fische gilt [Breuer[7])].

Hyman und Bellamy[2]) hatten an den Körperenden des Regenwurmes durch Ableitung zu einem empfindlichen Galvanometer stark positive innere Potentiale im Verhältnis zur Körpermitte gefunden. Überhaupt sollte ganz allgemein bei sämtlichen daraufhin untersuchten Tieren die Ladung der Körperregionen so abgestuft sein, daß alle galvanotaktischen Erscheinungen bei Protisten und Metazoen durch reine Kataphorese erklärbar seien, wie der Kuriosität halber mitgeteilt sei. Bei Annelidenlarven gaben Carlgren[1]), bei Blutegeln Blasius und Schweizer[8]) sowie Nagel[9]) kathodische Galvanotaxis an. Doch ist das Verhalten hier einigermaßen verwickelt.

---

[1]) Carlgren: Zitiert auf S. 1040, Anm. 2, II.

[2]) Hyman u. Bellamy: Biol. bull. of the marine biol. laborat. Bd. 43, S. 313—347. 1922.

[3]) Pearl: Hydra, American Journ. of physiol. Bd, 5, S. 301—320. 1901.

[4]) Alverdes: Zitiert auf S. 1032, Anm. 6.

[5]) Bancroft: Galvanotropic reactions of Polyorchis. Journ. of exp. zool. Bd. 1, S. 289 bis 292. 1904.

[6]) Moore: Galvanotaxis in the earthworm. Journ. of gen. physiol. Bd. 5, S. 452—459 (u. S. 327—333). 1923.

[7]) Breuer: Über Galvanotropismus bei Fischen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Kl. III, Bd. 114, S. 27—56. 1905.

[8]) Blasius u. Schweizer: Elektrotropismus und verwandte Erscheinungen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 53, S. 493—543. 1893.

[9]) Nagel: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 51, S. 624—631. 1892; Bd. 53, S. 332 bis 347. 1893; Bd. 59, S. 603—642. 1895.

Während alle erwachsenen *Echinodermen* sich völlig refraktär verhalten sollen [Nagel[1])], sind die Flimmerlarven von Seeigeln, Seesternen und Schlangensternen von gewissen, jedoch leider nicht genauer bestimmten Stadien ab vorzüglich kathodisch galvanotaktisch [Carlgren[2])]. Es wäre von hohem Interesse, festzustellen, ob das Auftreten der Galvanotaxis zeitlich mit der Differenzierung eines bestimmten Organsystems zusammenfällt; jedenfalls hat es nach Carlgrens Mitteilungen den Anschein, als ob die frühesten bereits flimmernden und durch den Flimmerschlag zu gerichteter Bewegung fähigen Stadien noch nicht galvanotaktisch reagierten. Auch bleibt noch zu untersuchen, ob die Cilien dem Schema Ludloffs gehorchen oder nicht.

Unter den *Mollusken* gelten die Muscheln, trotz ihrer sonst bekannten Empfindlichkeit für Licht, chemische und mechanische Reize, dem galvanischen Strome gegenüber für refraktär[1]). Pteropodenlarven (Cliopsis krohnii) fand Carlgren[2]), 1 cm lange Limnaeen fand Nagel[1]) kathodisch galvanotaktisch. Weitere Angaben Nagels über starke anodische Empfindlichkeit von Schnecken und Tintenfischen, die ähnlich wie die chemischen Sinnesorgane lokalisiert sei, haben direkt mit der hier behandelten Frage nichts zu schaffen, seien aber doch erwähnt, da die hier angeschnittenen Fragen nicht weiter verfolgt worden zu sein scheinen.

Unter den *Krebsen* gehen Cyclopiden[1, 3]), Daphnien[4]) [nach Alverdes[3]) wären sie freilich refraktär, nach Robertson[5]) kathodisch], und besonders exakt auch Asellus[1]) (wiederum von Alverdes bestritten), ferner die Dekapoden Palaemonetes, Gelasimus und der Flußkrebs[6]) (vgl. S. 1047) zur Anode. Amphipoden verhalten sich refraktär.

Bei Wasser*insekten* sind die Beobachtungen spärlich. Die Corethralarve gilt für kathodisch [Alverdes[3])], Corixa für anodisch [Nagel[1])]. Hydrophilus wendet den Kopf zur Kathode, Dytiscus geht in Angriffsstellung auf die Anode los[7]).

Bei *Wirbeltieren* endlich ist wirkliche Lokomotion zur Elektrode hin nur selten, doch findet man öfters gute Einstellung besonders gegen die Anode. Hermann[8]) entdeckte als erster die Wirbeltiergalvanotaxis bei Lachslarven von 15—25 cm Länge und 14tägigen Froschkaulquappen. Im Troge mit parallelen Stromfäden kamen beide in antidromer Stellung (Kopf zur Anode) sofort zur Ruhe; in jeder anderen Lage vom Stromschluß überraschte Tierchen aber schlängelten lebhaft, bis sie anodische Einstellung gewonnen hatten, und beruhigten sich alsbald in dieser. Beim Vertauschen der Pole stellten sie sich sogleich in die neue Richtung ein. Auch das Stromwenden löst Schlängeln aus, jedoch weniger lebhaftes als der Stromschluß. Ganz ähnliche Beobachtungen liegen weiterhin an zahlreichen Fischen vor, nämlich Forellenembryonen, die vor dem

[1]) Nagel: Zitiert auf S. 1045, Anm. 1.

[2]) Carlgren: Zitiert auf S. 1040, Anm. 2, II.

[3]) Alverdes: Zitiert auf S. 1032, Anm. 6.

[4]) Scheminzky: Zeitschr. f. Biol. Bd. 80. S. 23—34. 1924; Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 98, S. 315—378. 1924; Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 202, S. 200—216. 1924. — Scheminzky u. Gauster: Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 101, S. 1 bis 39. 1924.

[5]) Robertson: Reactions of Daphnia to simultaneous light and electrical stimuli. Brit. journ. of exp. biol. Bd. 2, S. 357—372. 1925.

[6]) Loeb u. Maxwell: Zur Theorie des Galvanotropismus. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 63, S. 121—144. 1896. — Loeb: Forced movements, tropisms and animal conduct. Insbes. S. 32—46. Philadelphia u. London 1918.

[7]) Blasius u. Schweizer: Zitiert auf S. 1045, Anm. 8.

[8]) Hermann: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 37, S. 457—460. 1885; Bd. 39. S. 414—419. 1886.

Ausschlüpfen aus den Eihüllen herauspräpariert wurden [SCHEMINZKY[1])]; ferner Jungfischchen von Goldorfe, Stichling, Karpfen, Plötze, Schleie, Bitterling, Ukelei, Schlammpeizger, Aal, Neunauge[2]), Forelle[3]), Elritzen[1,2]), Goldfisch[4]) und Gobio fluviatilis[5]). Für Kaulquappen liegen entsprechende Beobachtungen vor von HERMANN[6]), HYMAN und BELLAMY[7]) und SCHEMINZKY[1]). Bei Amblystoma sezernieren die anodennahen Hautdrüsen [LOEB[8])], beim Axolotl werden Körperstellungen eingenommen, die die Bewegung zur Anode erleichtern, wie noch ausgeführt werden soll [LOEB und GARREY[9])].

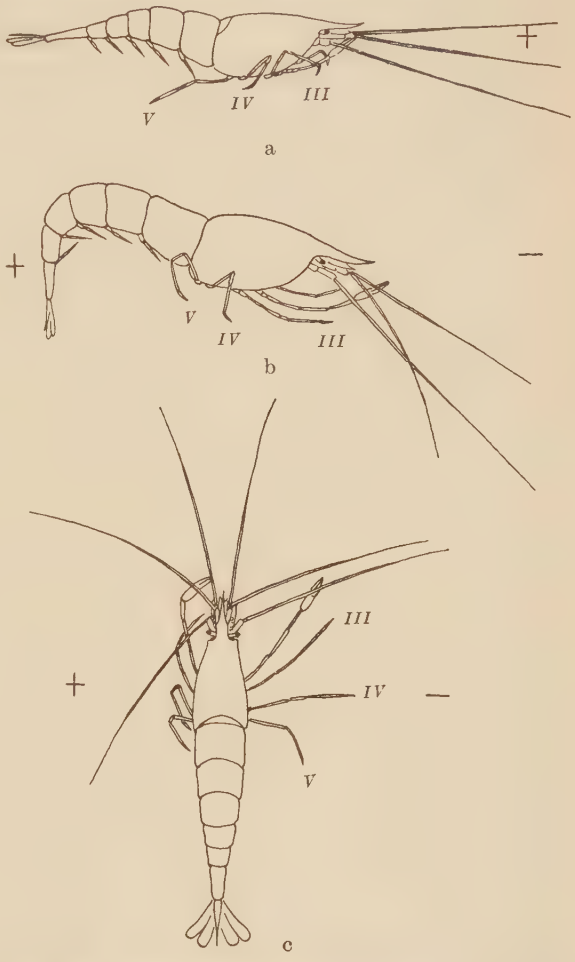


Abb. 235. Palaemonetes a) in anodischer, b) in kathodischer, c) in transversaler Einstellung galvanisch durchströmt. *III—V* drittes bis fünftes Gehbein. Nach LOEB.

Spezielles über das Verhalten an Krebsen und Wirbeltieren.

Bei der speziellen Tatsachenbeschreibung beschränke ich mich wieder auf nur wenige Formen, nämlich einen Krebs, einen Fisch und einen Molch.

Sieht der zehnfüßige *Krebs* Palaemonetes [LOEB und MAXWELL[10])] mit dem Kopf zur Anode (absteigender Strom; vgl. Abb. 235a), so streckt sich das Tier und schwimmt vorwärts zur Anode, wie denn die Tiere auch normalerweise in gestreckter Haltung vorwärts schwimmen. Auch die Beine nehmen Stellungen an, die bei kriechender Fortbewegung das Tier vorwärts, d. h. anodenwärts führen: das dritte Beinpaar wird vorwärtsgestellt gebeugt (beim normalen Vorwärtsgehen zieht es den Körper nach), das fünfte rückwärts gestreckt (beim Vorwärtsgehen stößt es den Körper voran). Wenn umgekehrt der Schwanz zur Anode weist (aufsteigender Strom; Abb. 235 b), so schlägt das Tier den Schwanz abwärts ein, so wie

---

[1]) SCHEMINZKY: Zitiert auf S. 1046, Anm. 4.
[2]) BLASIUS u. SCHWEIZER: Zitiert auf S. 1045, Anm. 8.
[3]) HERMANN u. MATTHIAS: Zitiert auf S. 1029, Anm. 2. — BLASIUS u. SCHWEIZER: Zitiert auf S. 1045, Anm. 8.
[4]) NAGEL: Zitiert auf S. 1045, Anm. 1.
[5]) BREUER: Zitiert auf S. 1045, Anm. 7.
[6]) HERMANN: Zitiert auf S. 1046, Anm. 8. — HERMANN u. MATTHIAS: Zitiert auf S. 1029, Anm. 2.
[7]) HYMAN u. BELLAMY: Zitiert auf S. 1045, Anm. 2.
[8]) LOEB: Amblystoma. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 65, S. 308—316. 1897.
[9]) LOEB u. GARREY: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 65, S. 41—47. 1897.
[10]) LOEB u. MAXWELL: Zitiert auf S. 1046, Anm. 6.

beim Rückwärtsschwimmen, und nähert sich tatsächlich rückwärts der Anode. Die Gehbeine verhalten sich entsprechend umgekehrt wie beim Vorwärtsgehen im absteigenden Strome: das dritte Beinpaar wird vorwärts gestreckt und stößt, das fünfte wird rückwärts gebeugt und zieht den Körper rückwärts, wiederum zur Anode. Bei Transversaldurchströmung endlich (Abb. 235 c) beugen sich die Beine der anodischen Seite, die auf der kathodischen aber strecken sich, jene ziehen, diese stoßen das Tier seitlich nach Krabbenart zur Anode.

Ganz ähnlich verhält sich nun auch Amblystoma[1]): Sieht der Kopf zur Anode (absteigender Strom; vgl. Abb. 236 a), so senkt das Tier Kopf und Schwanz und stemmt die Beine rückwärts wie beim Vorwärtsschreiten (zur Anode). Sieht aber der Kopf zur Kathode (aufsteigender Strom: vgl. Abb. 236 b), so hebt der Molch Kopf und Schwanz, indem er die Wirbelsäule überstreckt, und setzt die Beine vorwärts, wie wenn er rückwärts (wiederum zur Anode) strebte. Kurz, stets entsteht ein gewisser Antagonismus zwischen Beugern und Streckern, der das Tier in Stellungen bringt, welche ein Wandern zur Anode begünstigen. Loeb hat versucht, alle diese Tatsachen mittels eines einzigen Gedankens zu erklären, demzufolge alle unmittelbaren Erregungen allein vom Zentralnervensystem ausgehen, das durch den galvanischen Strom direkt gereizt werde. In ihm läßt er die Ganglienzellen derart angeordnet sein, daß ein und derselbe Strom jeweils Zellen, welche Beuger und zugehörige Strecker innervieren, in entgegengesetzten Elektrotonus versetzt. Machen wir z. B. die Annahme, daß die von der Seite des Achsenzylinders aus durchströmte Ganglienzelle in Anelektrotonus verfalle, während Durchströmung von der Gegenseite aus zum Achsenzylinder hin aber Katelektrotonus in ihr hervorrufe (oder die gegenteilige Annahme, die natürlich ebensogut ist), so brauchen wir nur diejenigen Ganglienzellen, welche Antagonisten versorgen, entsprechend anzuordnen, und alles ist erklärt. So gibt Loeb denn auch mehrere derartige Schemata der Anordnung der Ganglienzellen im Zentrum und ihrer motorischen Nervenfortsätze. Schon Breuer aber wies nachdrücklich auf die Unzulänglichkeit dieser Vorstellungen hin. Wir wir sehen werden, spielt bei den Wirbeltieren das Labyrinth so gut wie sicher eine Rolle. Es ist noch nicht untersucht worden, ob nicht vielleicht bei den Crustaceen ebenfalls höhere Sinnesorgane, wie etwa die Statocysten, mitsprechen. Weiterhin ist es fast unmöglich, Ganglienzellanordnungen auszudenken, die *allen* Experimentalbefunden zugleich gerecht werden, wie Breuer[2]) im einzelnen ausführt[3]).

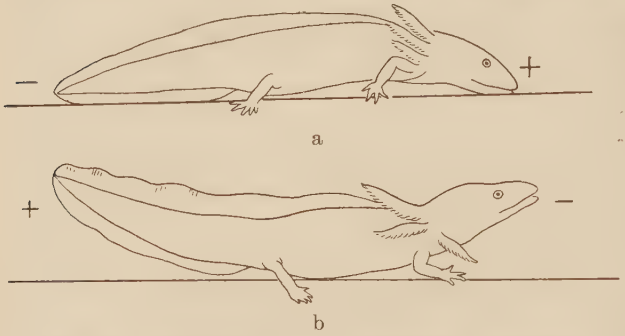


Abb. 236. Amblystoma a) in anodischer, b) in kathodischer Einstellung galvanisch durchströmt. Nach Loeb.

Zur Erklärung der oben für Wirbeltiere beschriebenen Tatsachen schlossen Hermann und Matthias[4]), der absteigende Strom (anodische Einstellung) lähme das Tier, der aufsteigende (kathodische Einstellung) errege es schmerzhaft. Es suche aktiv diejenige Stellung auf, in der es am wenigsten Schmerz empfinde bzw. wo die lähmende Wirkung am stärksten sei. Tatsächlich sieht man bei anodisch ruhenden Fischen Atmungsverlangsamung bis zu völligem Stillstande. Aus Versuchen wird erschlossen, daß in erster Linie das Rückenmark, weiterhin jedoch auch das Labyrinth beteiligt sei. — Viel mehr ins einzelne ging die Analyse von Breuer[2]) an Gobio fluviatilis. Er verzichtete auf konstant parallele Stromfädenrichtung und arbeitete vielmehr meist mit transversaler Durchströmung von punktförmigen beweglichen Elektroden aus. Bei Querdurchströmung des Kopfes wandte sich dieser zur Anode,

[1]) Loeb u. Garrey: Zitiert auf S. 1047, Anm. 9.

[2]) Breuer: Zitiert auf S. 1045, Anm. 7.

[3]) Diese Beugungen des Körpers auch in der Vertikalebene erscheinen besonders bemerkenswert; Breuer sah sie entsprechend in auf- und absteigenden Strömen auch bei seinen Fischen. Ferner konnte er den Fisch zur Überstreckung der Wirbelsäule (wie im aufsteigenden Strome) zwingen, wenn er die Anode senkrecht über ihm anbrachte. Lag die Anode aber senkrecht unter dem Fischbauche, so beugte sich die Wirbelsäule (Kopf- und Schwanzsenkung, wie im absteigenden Strom); sie war also bei dorsoventraler Durchströmung stets in der Vertikalebene konkav gegen die Anode gekrümmt, gerade so wie sie bei Querdurchströmung sich seitlich (in der Horizontalebene) konkav gegen die Anode krümmt (vgl. hier S. 1048).

[4]) Hermann u. Matthias: Zitiert auf S. 1029, Anm. 2.

und dasselbe taten Rumpf und Schwanz, die während des Stromflusses in tonischer Dauerkontraktion verharren. Wird der Schwanz quer durchströmt, so reagiert er ebenso, jedoch stärker. Von der Kathode wendet sich der Schwanz stets ab, jedoch tetanisch und unter Flimmern. Steckt man den Fisch durch ein Loch in einer Kautschukwand, das sein Aquarium in zwei voneinander elektrisch nahezu isolierte Hälften teilt, fixiert ihn in dieser Lage und reizt am Kopfe, so wendet sich auch der Schwanz zur Anode; ist aber das Tier in einen Kautschukbeutel eingebunden, aus dem Kopf und Schwanz herausschauen, und man reizt mittels Elektroden im Beutel das Mittelstück, so schlägt zwar der Schwanz zur Anode aus, der Kopf jedoch nicht. Auch geköpfte Tiere wenden den Schwanz zur Anode, noch besser solche, deren verlängertes Mark zertrennt wurde. Bohrt man aber das Mark aus, so tritt keine tonische Dauerkontraktion zur Anodenseite mehr auf, und es bleiben nur Zuckungen übrig, wobei die Anode (bei Stromschluß) stärker reizt als die Kathode. Erst am curaresierten oder absterbenden Muskel verschwindet auch dieser Unterschied. Es ist demnach die *tonische Dauerkontraktion zur Anode hin an das intakte Rückenmark gebunden*, das *Vorwalten der Anodenreizung aber an die motorischen Nerven. Erregung des Rückenmarks allein* (nicht vom Kopfe aus) *genügt zur Auslösung der tonischen Dauerkontraktion zur Anode* hin; und auch die Frage, ob sie direkt durch den galvanischen Stromreiz auf das Mark selbst oder reflektorisch von den Hautsinnesorganen aus entsteht, konnte beantwortet werden. Schlägt man nämlich den Fisch in Kautschuk ein, so daß nur die Schwanzflosse herausschaut, in welche bei Gobio das Rückenmark nicht eindringt, so fängt bei Anodenreizung die Flosse zwar an zu vibrieren, schlägt aber nicht zur Anode, sondern zur entgegengesetzten Seite hin aus. Es handelt sich also bei der Dauerkontraktion zur Anode um eine *direkte* Bewirkung des Stromes auf das Rückenmark. Die *Hautsinnesorgane* mögen zwar vielleicht erregt werden, doch *beteiligen sie sich* offenbar *nicht* an der Auslösung der Anodenwendung. Die galvanische Erregung des Markes wird nur schwanzwärts, nie kopfwärts geleitet. Bei der Auslösung der Kopfwendung zur Anode scheint nun das *Labyrinth* in erster Linie beteiligt zu sein. Abgesehen von gewissen Ergebnissen Breuers sprechen dafür auch die Beobachtungen von Scheminzky[1]), welcher Forellenembryonen, die er zum Teil aus den Eihüllen herauspräparierte, erst dann galvanotaktisch sich einstellen sah, wenn die Labyrinthanlage bereits bis zu einem gewissen Grade differenziert war, während vorher der Strom nur Zuckungen auslöste. Auch für die Säugetiere wird ja elektrische Reizbarkeit des Labyrinths mit Folgeerscheinungen angegeben, die an die beim Menschen bekannten erinnern. Dieser droht unter den subjektiven Erscheinungen des „galvanischen Schwindels" zur Anode zu fallen, wenn sein Kopf quer durchströmt wird.

Überblicken wir die mitgeteilten Ergebnisse an Vielzelligen, so bestätigt sich das eingangs gesagte: trotz mancher auffälliger Übereinstimmungen in gewissen Zügen (kathodische Galvanotaxis bei der Mehrzahl der Wirbellosen, anodische bei den Wirbeltieren u. a. m.) liegt ein recht beziehungsloses Durcheinander von Tatsachen vor, in das Ordnung zu bringen vorerst unmöglich erscheint. Es bleibt auch zweifelhaft, ob angesichts der weitgehenden Verschiedenheiten in der Organisation, vor allem der Zentralnervensysteme und der Muskulatur, etwa bei Regenwürmern, Krebsen, Insekten und Wirbeltieren ein übereinstimmendes Verhalten wirklich erwartet werden kann. Daß direkte Reizung des Zentralnervensystems vorkommt, ist sicher, daß dazu in gewissen Fällen auch direkte Erregungen von Sinnesorganen, vorweg solchen des statisch-dynamischen Sinnes hinzukommen können, ist äußerst wahrscheinlich. Dagegen haben sich die zuerst häufig geäußerten Vermutungen über eine Mitbeteiligung des Schmerzsinnes, indem das Tier die Lage aktiv aufsuchen sollte, in der es am wenigsten Schmerz empfinde (Nagel sagt sogar, Goldfische „lernten" geradezu, diese Einstellung allmählich immer prompter vorzunehmen), bisher nicht sicherstellen lassen. Bei Wirbellosen steht eine Analyse von auch nur annähernd derjenigen Schärfe der experimentellen Durcharbeitung, wie z. B. Breuer sie beim Fisch erreichte, noch aus. So bleibt der künftigen Forschung genug zu tun übrig, um diese klaffenden Lücken auszufüllen.

---

[1]) Scheminzky: Zitiert auf S. 1046, Anm. 4.

Sachverzeichnis.

Abducens, Schädigung des 465.
Abweichen der Arme (Zeigeversuch) 977.
Acusticus und Meningitis 652.
Acusticuserkrankungen 632.
Acusticusstamm, Erkrankungen des 651.
Adaptation an den Reiz (Receptionsorgane) 97.
Adsorptionsvermögen im Geschmackssystem 338.
Adstrinktion (Empfindung der) 347.
Aerotaxis 249.
Aerotropismus 242, 245.
Ageusie 389.
Aggregation des Protoplasmas 247.
Ähnlichkeit der Empfindung 24, 44.
Akkommodation des Ohres 429.
Akumeter 557.
Algesimetrie 188.
Alkohol, Nystagmus nach 888.
Allästhesie 202.
Allochirie 202.
Amphibien, Mittelohr der 432.
— Rheotaxis 83.
— Riechvermögen der 218.
— Tangoreceptoren 77.
Ampullen (Labyrinth) Funktion der 809.
Ampullenapparat (Labyrinth), Bau 994.
Ampullenexstirpationen (Labyrinth) 864.
Amputationsstümpfe, Kraftsinn der 123.
Amusie, sensorische 663.
Analyse, sinnliche, mit Hilfe des Geschmackes 357.
Anemotaxis 80, 83.
Ankylose der Gehörknöchelchen 432.
— des Hammer-Ambosgelenkes 441.
Anomalien des Geschmackssinnes 389.
Anosmaten 209.
Anosmia centralis 269.
— essentialis 269, 300.
— gustatoria 269.
— inspiratoria 304.
— intracrania 269.
— partialis 269, 302.
— respiratoria 269, 300.
Anpassung an den Reiz (Receptionsorgane) 97.
Anschwellung der Nasenschleimhaut 300.
Antilogik 64.
Anurenlarven, Tastsinn 78.
Apnoe, reflektorische 859.
Aquädukte, Druckausgleich der (Gehörapparat) 455.
Aquaeductus cochleae 484.
Arm-Tonus-Reaktion (A. T. R.) 741, 950.
Arteriosklerotische Schwerhörigkeit 636.
Arthropoden, Rheotaxis 81.
—, Tangoreceptoren 71.
Atemfleck (ZWAARDEMAKER) 256.
Atomgruppen, geschmackgebende 329.
Atophenyl (Ohr) 733.
Atrophie der Nasenschleimhaut 300.
„Attonität" 746.
AUBERTHsches Phänomen (Labyrinth) 961.
Augen, Raddrehungen der 899, 1012.
—, Rollungen der 813, 832.
—, Vertikalabweichungen der 901, 1011.
Augendrehnachnystagmus 873.
Augendrehnystagmus 870.
—, Zentren des 905.
Augendrehreaktionen 870, 873.
—, Auslösungsstelle im Labyrinth 876.
— bei labyrinthlosen Tieren 874.
— nach einseitiger Labyrinthexstirpation 875.
—, Zentren für die 905.
Augendrehreflex 804, 823.
Augenmuskellähmungen 963.
Augennystagmus 843, 863.
Augenschwindel 914.
Augenstellungen, kompensatorische 811, 832, 858, 897, 962.
— —, abhängig von den Otolithen 1011.
— —, bei Tieren mit frontal gestellten Augen 903.
Augenstellungsänderung. Vertikalempfindung und 924.
Ausdrucksbewegungen, graphische Registrierung der 750.
Ausfallsparosmie 280.

Bakteriengifte (Ohr) 738.
„Balanceversuch" 845.
BÁRÁNYsche Hypothese 971.
Barteln der Fische 77.
BARTELSsche Brille 932.
Basilarmembran 482.
Beckendrehreaktion 880.
Beckendrehreaktionen nach einseitiger Labyrinthexstirpation 882.
Beckenreflexe auf die Augen 928.
Berührungsreizbarkeit bei Pflanzen 84.
Bewegungen, phototaktische 171.
—, thermonastische 165.
—, thermotaktische 172.
—, thermotropistische 165.
Bewegungsreaktionen, vestibulare 913.
Bewegungswahrnehmungen durch den Drucksinn 118.
Bienen, Duftorgane 207.
—, Geruchsinn 226.
—, Geschmacksinn 227.
Binnenmuskeln (Ohr) 419, 421, 430.
Biologie (Sinneslehre) 65.
Bitterschmeckende Stoffe 328.
Blepharospasmus 464.
Blickfixator 931.
„Blinder Fleck" der Statolithenapparate 966.

Blutdruck, Einfluß des Labyrinths 907.
Blutgefäße, Schmerzhaftigkeit der 197.
Bodenschall 434.
Bogengänge, chemische Reizung 857.
—, Endolymphbewegung 992.
—, Funktion der 807.
—, galvanische Reizung 853, 1000.
—, kalorische Reizung 972.
—, Modellversuche 885, 1006.
—, Perilymphbewegung 992.
—, Plombierung 851, 1004.
— und Progressivbewegungen 884.
—, Reizung der 1005.
—, Sondierung 808, 856.
—, Strömungsgesetz 988.
—, thermische Strömung 987.
Bogengangsapparat, Bedingungen und Verlauf des mechanischen Vorganges 987, 997.
—, elektrische Vorgänge 993.
—, Fliehkräfte 992.
—, Funktion des 797.
—, mechanische Reizung bei Fischen 808.
—, mechanische Reizung bei Vögeln 855.
— bei Säugern 868.
— und Statolithen, Historisches 909.
— Theorie der Funktion 1004.
—, Theorie von Breuer 995.
—, Theorie von Schmaltz 996.
—, Theorie von Wittmaak 995.
Bogengangscrista, Erregungszustand der 1013.
Bogengangsflüssigkeit, physikalische Eigenschaften 987.
Bogengangslähmung 1014.
Bogengangsmodell 989, 992.
Bogengangsreflexe 870.
Bogengangssystem, Dimensionen 822, 841.
Bogengangsverletzungen bei Amphibien 839.
— bei Fischen 819.
— bei Vögeln 862.
Brückenpräparat (nach Ewald) 855.
Brückenschwerhörigkeit 659.
„Brunstfeigen“ 206.
Bulbus olfactorius 209.

Caissonschädigungen des Ohres 638.
Calorische Labyrinthreflexe 886.
Calorische Labyrinthreflexe, Lage der Zentren für die 907.
Caloritropische Krümmungen bei Pflanzen 166.
Camera acustica 698.
Carmarina hastata (statisches Organ) 769.
Cephalopoden, Riechgruben der 233.
Chemischer Sinn 203.
Chemonastie 240, 246.
Chemoreception der Krebse 230.
— der Mollusken 232.
Chemotaxis 240.
— der Chloroplasten 251.
— einzelliger Organismen 248.
— des Zellkernes 252.
Chemotropismus 240.
— der Pollenschläuche 244.
— der Wurzeln 243.
Chinin (Ohr) 736.
Cholesteatomtaubheit 637.
Chorda tympani, Geschmacksorgan 315.
Ciliaten, Thigmotaxis 69.
Claudiussche Zellen 517.
Cocain, Wirkung auf das Labyrinth 1013.
Cochlea 467.
— der Säuger 499.
— der Vögel 489.
Cochlearisbahn, pathologische Physiologie der 619.
Cochlearisstamm 650.
Coelenteraten, Chemoreceptoren 237.
—, Galvanotaxis 1045.
—, Rheotaxis 81.
—, statische Organe der 769.
—, Thermotaxis 174.
Conjunktiva, Schmerzempfindlichkeit der 184.
Cortisches Organ 476.
— — (Bedeutung desselben für den Hörakt) 623.
— —, Innervation des 504.
— — der Säugetiere 499.
— — , Stützapparat des 518.
Coryza, Geruchsstörungen bei der 301.
Cristaepithel des Labyrinths, Erregbarkeit 986, 1000.
Crustaceen, Thermotaxis 175.
Cupula, Asymmetrie des Randschleiers bei Drehung 929.
—, Ausgangselongation 995.
Cupulabau 994.
Cupulabewegungen 929, 993.
—, aperiodische 997.
Cupulaelastizität 994.
Cupulaverlagerung 917.
Cyklostat 826.
Cytotropismus 244.

Dämpfung der Ohrresonatoren 575, 680.
— der Resonanzschärfe 680.
Dauerschwelle, akustische 565.
Deformation (Druckempfindungen) 95, 96.
Diabetes und Schwerhörigkeit 636, 644.
Differenztöne 579.
Diffusionsgeschwindigkeit, Veränderung der bei Vestibularreizung 917.
Diffusionskoeffizienten der Elektrolyten (Geschmack) 341.
Diplacusis, (Doppelhören) 664.
„Diskuswerferstellung“ bei Drehung 938.
Doppelspülung des Ohres 866.
Drehempfindung 913, 936.
—, Abklingen der 878.
—, Einfluß der Blickbewegung 937.
— bei gleichmäßiger Drehung 918.
— (Hauptlagen und Nebenlagen bei) 920.
—, Zentrum der 922.
Drehempfindungen, Verschmelzung von 920.
Drehnachempfindung, Einfluß von Tastreizen 937.
— bei kurzen Drehungen 919.
—, zentrale Auslösung 919.
Drehnachnystagmus 930.
— bei einseitig Labyrinthlosen 930.
Drehnachreaktionen, vestibulare 824.
Drehnystagmus 824, 925.
—, Aufhören bei gleichmäßiger Drehung 928.
—, Ausfall bei Taubstummen 928.
—, Beziehung der Bogengangsampullen zur Richtung des 936.
—, Endolymphströmung als Ursache der 930.
—, Einstellung verschiedener Bogengänge 935.
—, langsame und schnelle Komponente 930.
—, Theorie des 929.
Drehreaktionen auf Augen 870.
—, Auslösungsstelle im Labyrinth 876, 880, 882.
— auf Becken und Extremitäten 880.

Drehreaktionen auf Kopf 877.
— nach Labyrinthexstirpation 874, 879, 882.
— bei Säuglingen 939.
Drehreflexe bei Amphibien und Reptilien 823.
— bei Amphibienlarven 826.
—, optische Einflüsse 825, 842.
— an Extremitäten 823.
— bei Fischen 803, 805.
— Genese der 829, 846.
— nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation 829, 846.
— nach einseitiger Labyrinthexstirpation 826, 845.
— bei Vögeln 841.
Drehschwindel 914.
„Drehtöne" 608.
Druckänderungen in der Paukenhöhle 418.
Druckpunkte, Dichte derselben 100.
—, Schwellen der 101.
—, Valleixsche 189.
Druckregulierung der Gehörknöchelchen 454.
Drucksinn, Bewegungswahrnehmungen durch den 118.
—, Empfänger für 103.
—, Leitungsbahnen 105.
—, tiefer 126.
Ductus cochlearis 471, 490.
— —, Dimensionen 533.
— —, (Säuger) 478.
— endolymphaticus 469.
Duftorgane 207.
Duktionen (passive Bewegungen) 841.

Echinodermen, Chemoreceptoren 235.
—, Tangoreception 75.
—, Umdrehreflexe u. Dorsalreflexe 76.
Eigengeschmack 344.
Eindruck, Begriff des sinnlichen 5.
Elemente, geruchsgebende 277.
Empfindlichkeit des Auges 541.
Empfindung, Ähnlichkeit der 24.
—, Gegenständlichkeit der 27.
—, Stärke der 28.
Empfindungen, Ordnung der 19.
Empfindungskomplexe 129, 345,
Empfindungsqualitäten (Sinnesphysiologie) 19.
Emprosthotonus 838, 840.
Encephalitis lethargica, Hörstörungen bei 656.
Endolymphe, physikalisch-chemische Eigenschaften der 802.
—, Strömung der — in den Bogengängen 987, 1005.
— bei Vertebraten 785.
Endolymphströmung bei Drehung 931.
— bei kalorischer Reizung 971.
— (Optimumstellung) 971.
—, zeitlicher Verlauf 991.
Energie der Schwellenreize (Tangoreceptoren) 106.
Entlastungsempfindung 98.
Enthirnungsstarre (tonische Reflexe) 893.
Epiglottis, Geschmacksvermögen der 313.
Epinastie 1023.
Erlebnis, sinnliches 65.
Ermüdung, Geruchsumschlag bei 290.
—, heteronyme (Geschmack) 291.
Erregbarkeit der Temperaturpunkte 133.
Erregungsanstieg der Druckempfindung 98.
Erregungsbedingung (Tangoreceptoren der Haut) 95.
Erschütterungsreizbarkeit bei Pflanzen 88.
Euosmophore 277.
Explosionsschädigungen des Ohres 634.
Extremitätendrehreaktionen (bei Labyrinthreizung) 880.

Facialiskrämpfe bei Mittelohrentzündung 462.
Facialislähmung, otitische 462.
—, rheumatische 462.
—, traumatische 462.
Fallneigung (Labyrinthneurosen) 741.
„Fallreaktion" 951, 977, 982.
Fallreaktion und Drehempfindung 953, 982.
— und Kopfstellung 983.
Farbenhören 665, 753.
Fechnersches Gesetz 28.
Fernwirkung, physiologische, bei Pflanzen 242, 246.
Fische, Barteln der 77.
—, Geruchssinn 213.
—, Rheotaxis 82.
—, Schwimmblase der 790.
—, Tangoreceptoren 76.
Fische, Tastreizbarkeit 77.
Flagellaten, Thigmotaxis 68.
Fleckfieberschwerhörigkeit 651, 654.
Flossen- und Augenstellungen, kompensatorische 815.
Flügelreflexe, Vögel, Vestibularapparat 844.
Flußkrebse, Thermotaxis 176.
Fourierscher Satz, Anwendung auf Töne 672.
Frösteln, Temperatursinn 164.
Fühlborsten bei Pflanzen 88.
Fühlpapillen bei Pflanzen 89.
Fühltüpfel bei Pflanzen 85.
Führungsschwelle bei Gliederbewegungen 119.

Gallenblase, Schmerzhaftigkeit der 196.
Galtonpfeife 552.
Galvanische Labyrinthreflexe 891.
— Reizung (Vestibularapparat) 979.
— Reizung (Vestibularapparat) Theorie 983.
Galvanischer Schwindel (Vestibularapparat) 979.
Galvanotaxis 1027.
— der Protozoen 1036.
Ganglion cochleare 484.
— Gasseri 317.
Gangstörungen (Labyrinthneurosen) 740.
Ganzheit (Sinnesphysiologie) 60.
Gastropoden, Liebespfeil der 75.
—, Tastsinne u. Geschlechtsleben 75.
Gaumenparesen infolge Mittelohrerkrankungen 463.
Gedächtnis (Störungen durch Ohrerkrankungen) 466.
„Gedankenlautwerden" bei Ohrerkrankung 753.
Gefäßtheorie der kalorischen Reizung am Ohr 974.
Gefühlsempfindungen (Schmerztheorie) 193.
„Gegenrollapparat" nach Bárány (Labyrinthstörungen) 962.
Gegenständlichkeit von Gehörserscheinungen 701.
Gehörblase 469.
Gehörgang, äußerer 408.
—, Verengerungen des 437.
—, Verschluß des 437.
Gehörgangsmanometer 409.
Gehörgrübchen 469.
Gehörknöchelchen 415.

Gehörknöchelchenkette, Helmholtzsche Theorie 459.
—, Leitung über die 456.
—, Taubheit durch Fixation der 445.
Gehörknöchelchenpinzette 979.
Gehörlabyrinth, Entwicklung des 469.
Gehörorgan, Bau und Theorie des 526.
Gehörplatte 469.
„Gehörsaiten" (Resonatorentheorie) 488.
Gehörsdaltonismus 753.
Gehörserscheinungen, Psychologie der 701.
Gehörshalluzinationen 665, 752.
Gehörsinn der höheren Wirbeltiere 433.
Gellé'scher Versuch 560.
Genoiden, Nervensäckchen der 77.
Geotaxis 792.
Geotropische Krümmung, Ursache der 1016.
Geotropismus bei Pflanzen 1015.
— ohne Statocysten 1022.
—, Zentrifugalkraft bei 1017.
Geräusche, subjektive 665, 750.
Geräusch und Ton 703.
Geruch und chemische Konstitution 275.
—, Reaktionszeit des 298.
—, Reizhöhe 267.
Gerüche, Einteilung der 272, 275.
—, Mischung von 284.
—, Nachdauer der 288.
—, reine 274.
Geruchsempfindungen, perverse oder paradoxe 302.
Geruchsermüdung 288.
Geruchsknospen 214.
Geruchskompensation 287.
Geruchskomplex, Lokalisation des 295.
Geruchsnarkose 293.
Geruchsorgan, Energien, spezifische 270.
—, inadäquate Reizung des 258.
Geruchsqualität 270.
Geruchsreaktionen des Menschen 298.
Geruchsreflexe 297.
Geruchsregel, Haycraftsche 276.
Geruchsschwellen 262, 264.
Geruchssinn 203.
— bei Bienen 226.
Geruchssinn, Feinheit des 286.
—, Fische 213.
— und Geschlechtsleben 297.
— bei Hunden 211.
— bei Insekten 223.
Geruchsstärke 266.
Geruchsstörungen 300.
— bei der Coryza 301.
— bei der Influenza 301.
— bei Ozaena 304.
Geruchsumschlag bei Ermüdung 290.
Geschlechtsleben und Geruchssinn 297.
Geschlechtsunterschiede der Riechschärfe 263.
Geschlechtsleben, Gastropoden, Tastsinn und 75.
Geschmack, Analogie des 326.
—, (sinnliche) Analyse mit Hilfe des 357.
—, elektrischer 322.
—, (einheitliche) Empfindungen 352.
—, fader 359.
—, Homologie des 326.
—, laugiger 350.
—, metallischer 350.
—, Pufferlösung 333.
—, Reaktionszeit beim 392.
— der Salze 330, 356.
—, Schwellenwerte für 380.
—, (örtliche) Summation bei 378.
—, (individuelle)Verschiedenheiten des 361.
Geschmacksapparat, Umstimmung des 366.
Geschmacksempfindlichkeit und Temperatur 386.
Geschmacksempfindung 344.
—, Mischung beliebiger Qualitäten 357.
Geschmacksempfindungen, Lokalisation der 391.
—, Modell für 368.
—, Verschmelzung 357.
Geschmacksfasern 463.
Geschmacksfolgen 352.
Geschmackshalluzinationen 389.
Geschmacksinseln 463.
Geschmacksknospen 306, 308.
Geschmackskontrast, sukzessiver 366.
Geschmackslosigkeit 358.
Geschmacksnerven 314.
Geschmacksorgan, Umstimmung des 345.
Geschmackssinn 203.
—, Anomalien des 389.
— von Bienen und Wespen 227.
—, Komponenten des 368.
Geschmackssinn, Theorie des 367.
Geschmacksstoffe, Klassifikation der 349.
Geschmacksstörungen 463.
Geschmackssystem 335.
Geschmackssystem, Adsorptionsvermögen im 338.
Geschmacksvermögen 312.
Geschmackszentrum 317.
Gestalt (Sinnesphysiologie) 46.
Gestalten, psychische 271, 283.
Gestaltqualitäten 130.
Gestalttheorie bei Sinnesphysiologie 60.
— der Tonigkeit 713.
Gewebeleitung (Ohr) 409, 433.
Gicht und Schwerhörigkeit 635.
Gleichgewicht, allonomes bei Drehung (Bogengangsapparat) 917.
—, mechanisches, bei Geotropismus 1026.
Gleichgewichtsorgane (statische Organe) 792.
Golgi-Mazzonische Körperchen 125.
Goniometer 966.
Grandrysche Körperchen 79.
Grenzzellen (Ohr) 510.
Grunddrehung nach einseitiger Labyrinthexstirpation 895.
—, abhängig vom Utriculus 1010.

Haarkleid, Dichte des menschlichen 100.
Haarzellen (Ohr der Säuger) 500.
— des Cortischen Organs, Stützapparat der 507.
Hallersches Organ 229.
Halluzinationen (akustische) 665, 752.
Halsmuskelreflexe 835.
Halsreflexe 823.
— auf die Augen 927.
Halsreflexwirkungen, Drehnachnystagmus 935.
Haltungsreflexe 893.
—, labyrinthäre — abhängig von den Otolithen 1009.
Hammer, Verlagerung des (Mittelohr) 441.
Hängetisch nach Voss 957.
Haptonastie 86.
Haptotropismus 84.
„Hauptlagen" bei Drehempfindungen 920.
Haut, Lage der schmerzleitenden Nerven in der 188.

Haut, regionäre Schmerzempfindlichkeit der 189.
—, Wärmebewegung in der 154.
Hautkitzel 111.
Haycraftsche Geruchsregel 276.
Headsche Zone 197.
Heilmittel des Ohres 732.
Helicotrema 480.
Helmholtzsche Theorie der Kombinationstöne 581.
Hemianästhesie 749.
Hensensche Streifen 523.
Hensensche Zellen 517.
Hemmungstheorie Bartels (Bogengänge) 851, 866.
Herbstsche Körperchen 79.
Herpes zoster oticus 637.
Hitzeempfindung 143.
—, paradoxe 139.
Hitze- und Wärmeempfindung 140.
Homologie des Geschmackes 326.
Honigbiene, Thermotaxis 178.
Hörakt (Bedeutung des Cortischen Organs für den) 613.
Hörbahn, Erkrankungen der 657.
—, zentrale Erkrankungen der 656.
Horchen (Akkommodation des Ohres) 430.
Hören, binaurales 549.
— der eigenen Stimme 447.
—, einohriges 604.
— der Fische 447.
—, das räumliche 602.
— beim Walfisch 447.
Hörfähigkeit bei Gehörgangsatresien 438.
— und intralabyrinthärer Druck 624.
— bei Verschluß beider Fensternischen 446.
— bei Zerstörung des Mittelohrapparates 410.
Hörfähigkeiten bei Otosklerose 440.
Hörfeld 541.
Hörfläche 568.
Hörgrenze, Abhängigkeit von der Schallintensität 544.
— im Alter 545.
—, Bestimmung der oberen und unteren 552, 559, 658.
—, Heraufsetzung über das Normale 456.
Horizontaldrehempfindung 921.
Hörnervenfasern 410.
Hörprüfung, Ausschaltung eines Ohres bei der 549, 561.
— mit Geräuschen 557.
— bei Normalen und Kranken 547.
— mit Sprache 548.
— mit Stimmgabeln 552, 557.
— mit Worttabellen 551.
— mit der Uhr 557.
Hörprüfungsergebnisse, Aufzeichnung der 561.
Hörraum 602.
„Hörrelief" 556.
Hörreste, Nachweis derselben 629.
Hörschärfe 407.
—, Messung der 555.
Hörschwellen und Hörgrenzen 535.
Hörstörung, Typus der 746.
Hörstörungen bei Encephalitis lethargica 656.
— durch Erkrankung des Schläfenlappens 660.
— (Hysterie) 749.
—, intrakranielle Erkrankungen 662.
— bei Labyrinthitis 622.
— (Medulla oblongata) 659.
— durch Meningitis cerebrospinalis epidemica 655.
—, Mittelhirnerkrankungen 660.
— bei multipler Sklerose 656.
—, psychogene 745.
— bei Stammerkrankungen 653.
—, zentrale 658.
Hörtheorien 667, 689.
Hörzentrum (distrikte Lokalisation im) 661.
Hunde, Geruchssinn 211.
—, Riechschärfe 211.
„Hydrops labyrinthi" 740.
Hydrotaxis bei Fischen 179.
Hydrotropismus 169, 244, 245.
— von Keimpflanzen 245.
— der Wurzeln 245.
Hyperacusis dolorosa 751.
Hyperaesthesia acustica 646.
Hyperästhesie der Temperaturnerven 163.
Hyperalgesie 199.
Hypergeusia senilis 385.
Hyperosmie 268, 269, 300.
—, partielle 270.
Hypotrichen, Tangoreceptoren bei 69.
Influenza, Geruchsstörungen bei der 301.
Infusorien, Rheotaxis 81.
— (Tangoreceptoren) 69.
Innenohrerregung (ossale Leitung) 455.
— (Transversalwellen und Longitudinalwellen) 455.
Innervation des Cortischen Organs 504.
Insekten, Geruchssinn 223.
—, Thermoreceptoren 177.
—, Thermotaxis 176.
Intensität des Schalles 535.
— des Schwereireizes 1018.
Intermittenzton 596.
Intervallfarbe (Gehör) 716.
Intrakranielle Erkrankungen bei Hörstörungen 662.
Intralabyrinthärer Druck und Hörfähigkeit 624.
Ionen, Träger der Chemonastie 247.
—, Träger der Chemotaxis 250.
—, Träger des Chemotropismus 243.
Irradiation der Temperaturemfindungen 142.

Jacobsonsches Organ 221.

Kakosmophore (Geruch) 277, 280.
Kalkablagerungen im Trommelfell 439.
Kalorische Reizung 977.
Kälte- und Wärmenerven 135.
— und Wärmepunkte 131.
— und Wärmepunkte, anatomisches Substrat der 140.
— und Wärmeschmerz 190.
Kälteempfindlichkeit, isolierte Lähmung der 136.
Kälteempfindung, paradoxe 138.
Kältehyperalgesie 163.
Kataphorese bei galvanischer Reizung des Labyrinths 984.
Kausalität, psychophysische 9.
Kehlkopf, Inneres des und Geschmacksempfindung 313.
Keimwurzeln, thermotropische Reaktion bei 167.
Kippreflexe 844.
—, Genese der 846.
—, Reflexzeit 845.
Klammerreflex der Froschmännchen 78.
Klanganalyse 568, 672.
Klangbreite 708.

Klangerscheinungen, sekundäre 570.
Klangfarbe 408, 569.
Klangstäbe, Koenigsche 554.
Kleinhirnbrückenwinkeltumoren 651.
Klinostat 1017.
Knightscher Versuch 1016.
Knochenleitung (Gewebeleitung) 447.
(Hören durch die) 454.
bei Anlagerung der Gehörknöchelchen 453.
— bei Labyrinthitis 627.
bei Sympathicusreizung 448.
— bei Vasomotorenreizung 448.
— bei Verschluß des Gehörganges 450.
Knochenleitungswerte bei Wasserfüllung 453.
Knorpelleitung der Ohrmuschel 448.
Koinzidenzerlebnisse (Sinnesphysiologie) 59.
Kombinationstöne 579.
— erster Art 588.
— im Mikrophon-Telephonkreis 590.
— zweiter Art 589.
Kompensatorische Augenstellungen, optische Einflüsse 815.
— Stellungen, Genese 816, 834.
— Stellungen an Kopf, Rumpf und Beinen 832.
Komponententheorie des Geruchs 290.
Konsonanz von Mehrklängen 720.
—, Wesen der 717.
— von Zweiklängen 718.
Konsonanzgrad 718.
Kontrasterscheinungen bei Temperaturempfindung 156.
Kontrastgeschmack 373.
Kontrast- und Nachgeschmäcke 345.
Kontrastwirkung bei Lageemfindungen 959.
Koordinationsstörung und Vorbeizeigen 949.
Kopfdrehnachnystagmus 878.
Kopfdrehnachreaktionen 878.
Kopfdrehnystagmus 877.
Kopfdrehreaktionen 877.
—, Auslösungsstelle im Labyrinth 880.
— bei labyrinthlosen Tieren 879.
—, Lage der Zentren für die 906.
Kopfdrehreaktionen nach einseitiger Labyrinthexstirpation 879.
Kopfdrehreflexe 822, 841.
— bei Vestibularreizung 939.
Kopfknochenleitung 433.
—, Prüfung der 557.
Kopfnachnystagmus 843.
Kopfneigungsreflexe bei Vestibularreizung 939.
Kopfnystagmus 841, 940.
Kopfpendelbewegungen (Kopfnystagmus) 863.
Kopfstellung und Drehempfindung 918.
— Einfluß der, auf Fallreaktion 952.
Kopftrauma und Innenohrschädigungen 638.
Kopfverdrehungen, nach einseitiger Labyrinthexstirpation 860.
„Körperdrehreflex“ bei Kalorisation 977.
Körperfühlmediane beim Drehen 943.
Körperreaktionen, labyrinthäre 937.
Körperreflexe, vestibulare bei kalorischer Reizung 976.
Kraftsinn 120.
— der Amputationsstümpfe 123.
—, Unterschiedsschwellen des 121.
Krebse, Chemoreception der 230.
Kretinismus und Schwerhörigkeit 640.

Labium tympanicum 481.
— vestibulare 481.
Labyrinth, Drehreaktionen, Auslösungsstelle im 882.
—, Einfluß der — auf den Blutdruck 907.
—, Einfluß des — auf Magen-Darmbewegungen 907.
—, Pathologische Physiologie des 619.
— (Schnecke) 467.
— (Statische Organe) 768.
— des Selachier 778.
—, Theorie der Funktion des 1002.
—, ungleiche Erregung bei Drehung 931.
Labyrinthanämie und -hyperämie (Einfluß derselben auf das Hören) 625.
Labyrinthanatomie: Amphibien, Reptilien 821.
—, Fische 799.
—, Vögel 840.
Labyrinthausräumung (galvanischer Nystagmus) 981.
Labyrinthdegeneration 621, 630.
Labyrinthdruck, Theorie des 461.
Labyrinthexstirpation, bei Amphibien, Reptilien 834, 837.
— bei Fischen 817, 818.
—, bei Säugern 895.
—, Methoden der — bei Säugern 875.
— bei Vögeln 859, 861.
Labyrinthflüssigkeit, Bewegung der 676.
Labyrinthitis 619.
—, Hörstörungen bei 622.
Labyrinthmanometer 414.
Labyrinthmembranen, Erkrankungen der 622.
Labyrinthneurosen 739.
Labyrinthreflexe, abhängig von den Utriculi 1014.
— auf Progressivbewegungen 882, 884.
— bei normalen Tieren 893.
— der Lage 892.
—, Einteilung 869.
—, galvanische 891.
—, kalorische 886.
—, kalorische bei Fischen 807.
—, kalorische bei Vögeln 848.
—, kalorische nach Bogengangsoperationen 851.
—, Zentren für die 895, 907.
— nach einseitiger Labyrinthexstirpation 894, 897.
—, Nomenklatur der 869.
—, symmetrische — abhängig von den Utriculi 1011.
—, thermische 886.
—, tonische — abhängig von den Otolithen (Utriculus) 1009.
—, tonische — auf die Augen 897, 1011.
—, tonische — auf die Extremitätenmuskeln 893.
—, tonische — auf Hals und Rumpf 895.
Labyrinthstellreflex, Kopfheben als 964.
Labyrinthstellreflexe 896.
—, abhängig von den Otolithen 1010.
—, asymmetrische — abhängig von den Sacculis 1010.
Labyrinthwasser und Tensor tympani 423.
Lagena 470.

Lagereaktionen auf die Arme 964.
Lagereflex, Flügel, Schwanz 858.
Lageschätzungen bei Taubstummen 961.
Lagewahrnehmung durch den Drucksinn 119.
Lähmungen, otogene 462.
Lamina reticularis (Ohr) 517.
— spiralis 470, 479.
Landasseln, Thermotaxis bei 176.
Landwanderungen bei Fischen und Amphibien 179.
Längskraft (Geotropismus) 1019.
Lärmtrommel von BÁRÁNY. 549, 561.
Latenz der Schmerzempfindung 182.
Latenzzeit bei kalorischer Reizung 973.
— der Körperschwankung bei galvanischer Reizung 983.
— des Schmerzes 185.
Lauschmuskel 430.
Lebensräume (Sinnesphysiologie) 48.
Lebenszeit (Sinnesphysiologie) 49.
Lebersubstanz, Schmerzhaftigkeit der 196.
Leitungsbahnen des Drucksinnes 105.
Leitungswege des Schalles 454.
Leptomedusen (Statocysten bei) 769.
Leuchtlinie bei galvanischer Reizung 980.
Lichtrückenreflex bei Krebsen 794.
Lidreflexe, vestibulare 824.
Lidschlußstörungen 464.
Liftreaktion als Labyrinthreflex 883.
Linearduktionen (Progressivbewegungen) 807, 830, 847.
Limulus, Thermoreceptoren bei 176.
Lingualis, Geschmacksorgan 315.
Lokalisation der Geschmacksempfindungen 391.
- des Schalles 407.
Lokalisationsfehler des Tastsinnes 120.
Luetische Schwerhörigkeit 652, 654.
Luftdurchlässigkeit des Trommelfelles 440.
Luftleitung des Schalles 409, 433, 437, 454.
Luftschall (Ohr) 434.
Luftverdünnung im Mittelohr 440.
Lunge, Schmerzhaftigkeit der 196.

MACHsche Theorie 450.
MACH - BREUER - BROWNsche Hypothese 865.
Macularеizungen, mechanische — im Labyrinth 816.
Magendarmbewegungen, Einfluß der Labyrinthe auf 907.
Magenerkrankungen, Schmerzhaftigkeit bei 195, 196.
Makrosmaten 209.
Mechanische Reizung (labyrinthäre Reizerscheinungen) 984.
Medulla oblongata (Hörstörungen) 659.
Medusen, statische Organe 769.
MEISSNERsche Körperchen 79, 104.
„Melodiebewegung" 707.
Melodientaubheit 663.
Membrana basilaris 486, 487, 494.
— tectoria 471, 497, 520.
— tectoria und Sinneshaare 524.
Membranen, unsymmetrische Töne von 592.
Meningitis und Acusticus 652.
— cerebrospinalis epidemica (Hörstörungen durch) 655.
MERKELsche Körperchen 79.
Metazoen, Galvanotaxis 1044.
Mikrophon-Telephonkreis, Kombinationstöne 590.
Mikrosmaten 209.
Minimalenergie, akustische 540.
—, optische 541.
Mischgeschmäcke 352, 355.
Mischungsgleichungen, Geschmack 359.
Mittelhirnerkrankungen (Hörstörungen) 660.
Mittelohr 409.
, experimentelle Drucksteigerung 453.
, Luftverdünnung im 440.
— als Schallleitungsapparat 418.
—, Sekretansammlung im 451.
—, Transsudatbildung 441.
—, Schutzfunktion des 431.
Mittelohreiterung 637.
Mittelohrentzündung, akute 452.
Mittenschwelle, akustische 605.
Modell für Geschmacksempfindungen 368.
Modiolus 484.
Mollusken, Chemoreception 232.
—, Tangoreception 75.
Monochord 553, 559.
Moschusdrüse 206.
Multiple Sklerose, Hörstörungen bei 656.
— Sklerose (Schwerhörigkeit) 659.
Mumpstaubheit 637.
Muskelkitzel 124.
Muskelschwäche nach Labyrinthexstirpation 819, 861.
— nach Statocystenexstirpation 796.
Muskelsinn 120.
Muskelspindeln 125.

Nachbild (Verhalten bei galvanischer Reizung) 980.
Nachgeschmack 370.
Nach-Nachnystagmus 998.
Nachnystagmus der Augen 804, 825, 844, 852, 997.
— nach Drehung — Dauer des 933.
—, Intensität des 932.
— des Kopfes 825.
— (neugeborene Kinder) 934.
— bei Umdrehungsserien 933.
Nachzeigen (BÁRÁNY) 942.
Nasenmuscheln 209.
Nasenschleimhaut, Anschwellung und Atrophie der 300.
Nastie bei Pflanzen 240.
Nausea bei Drehung 924.
„Nebenlagen" bei Drehempfindungen 920.
Negativ geotropische Hauptsprosse 1015.
„Neigungsnystagmus" 842.
Nephritis und Schwerhörigkeit 657.
Nerven, Lage der schmerzleitenden — in der Haut 188.
Nervenkranz des Haares 104.
Nervenregeneration und Temperatursinn 160.
Nervensäckchen der Genoiden 77.
Nervensystem, autonomes 194.
Neuralgien 199.
Niere, Schmerzhaftigkeit der 196.
Nutzzeit des Gehörorgans 540.
Nystagmus 804, 870, 890.
— BECHTEREWscher 876.

Nystagmus, abhängig von den Bogengängen 1014.
—, galvanischer — und Kopfstellung 981.
—, galvanischer, Richtung desselben 980.
—, invertierter 929.
—, kalorischer 970.
—, kalorischer — bei Vögeln 849.
—, kompensatorischer 876.
— ohne Labyrinthbeteiligung 890.
—, optischer 928.
—, Palpation 926.
—, Registrierung, graphische 926.
—, Richtung des 873.
— bei Rückbeugung des Kopfes 936.
— bei Seitwärtsneigen des Kopfes 936.
—, vertikaler — bei Drehung 934.
—, zentraler Ursprung des 872.

Obertöne 579.
Octavusdurchschneidung, doppelseitige bei — Amphibien, Reptilien 837.
—, doppelseitige — bei Fischen 818.
—, einseitige — bei Amphibien, Reptilien 834.
—, einseitige — bei Fischen 817.
„Octavuskrisen“ 740.
Oculomotorius, Schädigung des 465.
„Oeffnungsdauerreaktionen“ des Vestibularapparates 852.
Ohr, Akkomodation des 429.
—, äußeres 406.
—, Empfindlichkeit des 538.
—, Intensität des Schalles 535.
—, Intoxikationen, chronische, des 635.
—, Maximalintensität, erträgliche 543.
—, Pharmakologie und Toxikologie des 731.
—, peripheren Neurons, Degeneration des 641.
— (Radikaloperation) 453.
Ohrenschmalz 409.
Ohrhusten 410.
Ohrmuschel 406, 437.
—, Knorpelleitung der 448.
Ohrresonatoren 683.
—, Abstimmung der 673.
—, Dämpfung der 575.
Oktavenähnlichkeit 711.
Olfactometer nach Hofmann und Kohlrausch 261.
— nach Zwaardemaker 260.
Olfactometrie 259.
Organe, orthotrope 1015.
Osmophore 276.
Osmoreceptoren, Theorie der 279.
Osmotaxis 248.
Osmotropismus 246.
Osphradien der Mollusken 233.
Otalgan (Ohr) 733.
Otitis media, chronische 452.
Otocalorimeter 967, 972.
Otogoniometer 932.
Otolithen, Druckkurven der 966.
—, Rolle der 1009, 1010, 1011.
— bei Wirbellosen 768.
Otolithenapparat bei Säugern 868.
—, Theorie der Funktion 1008.
Otolithenentfernung 816.
Otolithenerkrankung bei Menschen 889.
Otolithenexstirpationen 820.
Otolithenmaculae, Erregungszustand des 1013.
Otolithenmembranen, Zentrifugieren der 876.
Otolithennystagmus 888.
Otolithenreflexe 816, 892.
Otosklerol (Ohr) 733.
Otosklerose, Hörfähigkeit bei der 440.
—, (zentrale Veränderungen) 257.
Otoskopie 423.
Otostroboskop 413.
Ozaena, Geruchsstörungen bei der 304.

Panitrin (Ohr) 734.
Papilla acustica basilaris 470, 494.
— acustica basilaris der Vögel 494.
— circumvalata, foliata und fungiformis 306.
Papillen, (Geschmack) Leistungsfähigkeit der 376.
—, (Geschmack) Verteilung der 309.
„Paracusis Willisii“ 753.
Paragensien 389.
Parallelismus, psychophysischer 9.
Paramaecium, Thigmotaxis 69.
— Galvanotaxis 1033.
Parosmie (Falschriechen) 280, 302.
Paukenhöhle 440.
—, Druckänderungen in der 418.
Pendelnystagmus 925.
Perilymphe, Bewegung der 855.
Pfeilerzellen (Ohr) 507.
Pflanzen, Thermotaxis bei 171.
—, Bewegungsreaktionen auf Temperaturunterschiede 165.
„Pfropfungsschwerhörigkeit“ 747.
Phänomenologie der Sinne 25.
Pharmakologie des Ohres 731.
Phasensprung (Akustik) 571.
Phasentheorie der akustischen Richtungswahrnehmung 607.
Phasenumkehr (Ohr) 684.
Phasenverschiebung, (Ohr) Brünningssche Theorie der 461.
Phasenwechselton 597.
Phonoreceptoren 406.
Phototaktische Bewegungen 171.
Plagiotrope Organe 1016, 1023.
Plasmaströme 1041.
Pleurothotonus 835.
„Porenplatten“ der Arthropoden 225.
Positiv geotropische Hauptsprosse 1015.
Präsentationszeit, bei Pflanzen 1017.
Präsenszeit, physiologische 52, 714.
Presbyakusis 636, 644.
Progressivreaktionen 882, 884, 955, 986, 993, 1001.
— nach einseitiger Labyrinthexstirpation 884.
— bei labyrinthlosen Tieren 884.
—, Zentren für die 906.
Protozoen, Chemoreceptoren 238.
—, Galvanotaxis der 1036.
—, Tastreizbarkeit 68.
—, Thermotaxis 173.
Psychisierung des Reizes 62.
Psychologie, physiologische 11.
Psychophysik 7, 28.
Psychostatisches Phänomen 742.
Pulsionsreflex, vestibularer 866, 978.
Pupillenerweiterung bei Drehung 954.
Pupillenreflex, „psychophysischer“ 749.

Pupillenweite bei Kalorisation 978.
Purkinjesches Gesetz der Drehreaktionen 878, 921.
Purzeltauben 864.

Quackreflex 78.

Raddrehungen der Augen 962,
— der Augen, labyrinthäre 899, 1012.
— der Augen nach einseitiger Labyrinthexstirpation 901.
— der Augen bei kalorischer Reizung 979.
Radikaloperation (Ohr) 453.
Radioaktivität und Wachstum 242.
Radiolarien, Tastreizbarkeit 68.
Randkörper 770, 793.
Raum (Isotropie des) 35.
—, Lokalisation 38.
Raumbezeichnung, personale 43.
Räumliche Ordnung der Druckempfindungen 115.
Raumsinn 32.
Raumvorstellung 34.
Raumwahrnehmung 33.
— (Bestimmtheitscharakter) 36.
Reaktionen, thermotropische — bei Keimwurzeln 167.
Reaktionen, thermotropische — bei Sprossen 170.
Reaktionsbewegungen nach Rotation 878.
Reaktionszeit der Drehempfindung 917.
— der Druckempfindung 98.
— des Geruchs 298.
— beim Geschmack 392.
— bei Pflanzen 1017.
— der Schmerzempfindung 191.
— der Temperaturreize 152.
Reflexbeziehungen zwischen Augen und Ohr 465.
Reflexe, galvanische, bei Fischen 808, 831.
—, galvanische nach Labyrinthexstirpation 853.
—, galvanische, bei Vögeln 852.
— der Lage (Haltung) bei Amphibien, Reptilien 831.
— der Lage (Haltung) bei Fischen 811.
— der Lage (Haltung) nach Labyrinthexstirpation; Genese 833, 859.
Reflexe der Lage (Haltung) bei Vögeln 857.
—, tonische, auf die Körpermuskeln 893.
—, tonische, der statischen Organe 791.
—, vestibulare, bei Drehbewegungen 939.
—, vestibulare bei Progressivbewegungen (Linearduktionen) 830, 847.
Reflexerregbarkeit, Steigerung nach Labyrinthexstirpation 818.
Reflexzeit, Kopfdrehreflex 823.
Regenwürmer (Thermotaxis) 175.
Reissnersche Membran 485.
Reiz, unterschwelliger (Geotropismus) 1017
Reizbedingungen (Temperatursinn) 140.
Reizfeld 240.
Reizfläche (Tangoreceptoren der Haut) 99.
— beim Temperatursinn 134.
Reizgestalt, physikalische (Sinnesphysiologie) 23.
Reizhaare 100.
Reizhöhe des Geruchs 267.
Reizleitung (Geotropismus) 1022.
Reizleitung im Ohr 411.
Reizlinien 240.
Reizmengengesetz 242, 1018.
— und Chemotropismus 243.
Reizschwelle, Kälte- und Wärmepunkte 131.
—, Nystagmus 981.
Reizung, kalorische, der Ohren 966, 975.
—, kalorische, der Ohren durch Diathermie 969.
—, kalorische, der Ohren. Historisches 967.
—, chemische, der Temperaturnerven 136.
—, nichtadäquate, der Temperaturnerven 136.
Reizungsparosmien (Geruch) 280.
Remanenz der Endolymphe bei Drehung 917, 929.
Repulsivwirkung, chemotaktische 249.
—, chemotropische (s. S. 249) 244.
Reptilien, Mittelohr 432.
—, Tangoreception 78.
Resonanz, diagonale 448.
Resonanztheorie des Hörens 575, 672.
Resonanztheorie (Helmholtz) 530.
—, Lucaesche 460.
Resonatorenapparat 672.
Restaffinitäten bei Riechstoffen, Theorie der 277.
Resultantengesetz beim Haptotropismus 87, 242.
Reziproke Innervation des Nystagmus 871.
Rheoreceptoren 81.
Rheotaxis 80.
Rheotropismus 81.
„Rhinitis atrophica simplex" 304.
Richtung des Schwerereizes 1018.
Richtungsschwelle der Tangoreceptoren 116.
Richtungswahrnehmung, akustische 604, 606, 607, 612.
Riechen gelöster Stoffe 258.
—, gustatorisches 256.
—, Strahlungshypothese des 256.
Riechepithel 209.
Riechfeld 255.
Riechgruben der Cephalopoden 233.
Riechkegel 225.
Riechknospen 203.
Riechmechanismus, peripherer 253.
Riechschärfe 259.
—, Geschlechtsunterschiede in der 263.
— des Hundes 211.
Riechschwelle 262.
Riechstoffe 204.
— „Befestigen" der 258.
—, Nebenwirkungen 271.
—, Zuleitung zum Receptionsapparat 254.
Riechvermögen der Amphibien 218.
Rinnéscher Versuch 559.
„Rombergsches Symptom" 741.
Rucknystagmus 925.

Sacculusexstirpation 1003.
Sacculuslähmung 1014.
Sacculus maculae 1011.
Salze, Geschmack von 330, 356.
Salvarsanschädigungen des Acusticus 652.
Sauerschmecken der Stoffe 328.
Säuger, Tangoreceptoren 79.
Scala tympani 479.
— vestibuli 479.
Schädelkapsel, Defekte der 448.
Schädelresonanz 447.

Schall, Helligkeit des 706.
—, noch erträgliche Maximalintensität 543.
Schallabflußtheorie, Machsche 459.
Schallarten 703.
Schallaufnahme und Trommelfell 413.
Schallbildertheorie (R. Ewald) 530, 695.
Schalldichte, phänomenale 708.
Schalldruck und Kombinationstöne 586.
„Schalleindrücke", Sperrung gegen das Bewußtwerden für verschiedenartige — 749.
Schalleinwirkung, übermäßige 745.
Schalleitung durch Knochen 447.
— im Ohre, Frankesche Arbeit über 565.
— durch Weichteile 447.
Schalleitungsapparat, Mittelohr als 411, 415, 418.
—, Fehlen des 444.
Schallempfindlicher Apparat, Funktionsstörungen des 622.
Schallentfernung, Wahrnehmung der 616.
Schallfarbe 704.
Schallgröße, phänomenale 708.
Schallokalisation 437.
Schallphotismen 665.
Schallrichtung, Wahrnehmung der 603.
Schallschädigungen 633, 643.
Schallschatten 444.
Schallschwellen 535.
Schallsenke 537.
Schallübertragung der Gehörknöchelchen 454.
Schallvolumen, phänomenales 708.
Schallwellen, Analyse von 705.
—, Angriffsort der 532.
—, Struktur von 705.
—, Synthese von 705.
Schärfe im Geschmack 346.
Schauderreflex 111.
„Schaukelreaktion" 845.
„Scheinbewegungen" (Labyrinthneurosen) 742.
Scheindrehung der Umgebung 914.
— des eigenen Körpers 916.
Schielstellung (Hertwig-Magendiesche) 812, 833.
Schläfenlappen, Hörstörungen durch Erkrankungen des 660.
„Schließungsreaktionen" bei galvanischer Reizung des Ohres 852.
Schluckakt und Druckänderungen im Mittelohr 414.
Schmeckbare Stoffe, physikalische und chemische Eigenschaften der 324.
Schmecken, Mechanik des 322.
Schmeckstoffe 204.
Schmerz, chemische Reizung 185.
—, faradische Reizung 185.
—, Latenzzeit des 185.
—, mechanische Reizung 190.
— in der Pathologie 198.
— Summation beim 182, 199.
—, thermische Reizung 185.
Schmerzempfindlichkeit, Herabsetzung bzw. Aufhebung der 199.
—, regionäre der Haut 189.
—, Untersuchungstechnik der 186.
—, der Wangenschleimhaut 184.
Schmerzempfindung 191.
—, Schwelle der 187.
—, verlangsamte Leitung 202.
—, verspätete 182.
Schmerzen einzelner Organe 196.
—, zentrale 198.
Schmerzhaftigkeit der Gefühle 195.
Schmerzlähmung, isolierte 186.
Schmerzleitungsbahn 191.
Schmerznerven 181.
Schmerzpunkte 181.
Schmerzqualitäten 190.
Schmerzreize, Wirkung der — auf den Organismus 192.
Schmerzsinn 181, 183.
Schmerztheorie 192.
Schmerzzentrum 191.
Schmetterlinge, Duftproduktion 206.
Schnecke (des Labyrinths) 467.
Schnüffeln 255.
„Schreireflex" 840.
Schwabachscher Versuch 560.
Schwachreizmethode (Nystagmus) 968.
Schwämme, Rheotropismus 81.
—, Tangoreceptoren 69.
Schwanzreflexe 844.
Schwebungen, dichotische 578.
„Schwebungen", zentrale 609.
Schweinerüssel (Tangoreceptoren im) 80.
Schwelle der Schmerzempfindung 187.
Schwellenlabilität (Tangoreceptoren) 98.
Schwellenreiz, Sinnesphysiologie 14.
Schwellenreize, Energie der 106.
Schwellenwerte, akustische 565.
— für schmeckende Stoffe 382, 383.
Schwerhörigkeit, arteriosklerotische 636.
—, diabetische 636, 644.
— und Gicht 635.
—, luetische 652, 654.
— (multiple Sklerose) 659.
—, posttraumatische 639.
—, progressive nervöse 639.
—, tabische 645.
— der Telephonisten 638.
—, traumatische 645.
Schwerkraft, Ursache der geotropischen Krümmung 1016.
Schwimmblase der Fische als statisches Organ 790.
Schwindel, kalorischer 969.
—, labyrinthärer 912.
—, systematischer (galvanisch) 979.
Schwingungen des Trommelfelles 415.
Schwingungsvorgänge in der Schnecke, Berechnung von 674.
Sehding (Sinnesphysiologie) 32.
Seismonastie 84, 88.
Seismotropismus 89.
Seitenlinie der Fische 82.
Seitenneigung, Schätzung der (Bogengangsapparat) 860.
Silberlamellenmethode (Temperatursinn) 145.
Simultan-Kontrast beim Geschmack 373.
— der Temperaturempfindung 159.
Simultanschwelle des Drucksinnes 115.
Sinn, chemischer 318.
Sinne, Transformation der 9.
Sinneseinrichtungen des Tastsinnes 128.
Sinnesenergie, spezifische 20, 56.
Sinnesorgan, Unterscheidungen am 8.
Sinnesorgane, spezifische 11.
—, statische 791.
Sinushaare der Säuger 79.

Sinusgesetz 242, 1018.
Spaltbildbewegungen bei Drehung 915.
Spannungsempfindungen in den Muskeln 123.
Spannungstheorie, Bezold-sche (Ohr) 460.
Speichelmenge, Abhängigkeit von verschiedenen Faktoren 324.
Speichel, Bedeutung des, beim Schmecken 323.
Speichelsekretion 464.
Speiseröhre, Schmerzhaftigkeit der 196.
Spezifische Energien 675.
— Vergleichung bei Sinnesphysiologie 15.
Spinnen, chemischer Sinn 229.
Sprossen, thermotropische Reaktionen bei 170.
Sprungbereitschaft als Labyrinthreflex 883.
Standsicherheit des Körpers 966.
Stapediuskrampf im Ohr 464.
Stapesfixation durch Otosklerose 444.
Statisch-dynamische Organe der Insekten 776.
Statische Organe 769.
— — bei Wirbeltieren 777.
— — der Würmer 771.
Statischer Sinn 911.
Statocysten 769, 792, 1020.
— der Cephalopoden 773.
— der Echinodermen 772.
Statokineter 968.
Statolithen 792, 1020.
— und Bogengangsapparat, Historisches 909.
— bei Crustacen 775.
— der Ctenophoren 771.
—, exogene 773.
—, magnetische 794.
Statolithenstärke 1021.
Statolithentheorie 1020.
Statoreceptoren (statische Organe) 767.
Steigbügel, Fixation des 443.
Stellreflexe auf asymmetrische Berührungsreize 818.
—, kompensatorische 791.
—, labyrinthäre 896.
—, labyrinthäre und optische 858.
Stereotaxis 68.
Stereotropismus 68.
Stichempfindungen 183.
Stimmbandreflex 749.
Stimmgabel von Gradenigo 555.
„Stirnreflex" und Otolithen 840.
Stoffwechselprodukte (Ohr) 738.
Strahlungshypothese des Riechens 256.
Strömungstheorie Bárány 851, 866.
Strychnin (Ohr) 735.
Stummheit (psychogene) 749.
Stütz-, Geschmacks- und Basalzellen 308.
Stützapparat des Cortischen Organs 518.
Subjektive Geräusche 656.
— — bei Degeneration des peripheren Neurons 647.
— — bei Labyrinthitis 630.
Suggestion bei Hörstörung 748.
Sukzessivkontrast 373.
Sukzessivschwelle 116.
Summationstheorie des Schmerzes 185.
Summationstöne 579.
Süßschmecken der Stoffe 329.
Sympathicuslähmung am Auge nach Abkühlung des Mittelohres 889.
Symptome, vasovegetative 978.
Synästhesie 61.

Tabesschwerhörigkeit 640, 645.
Talbotsches Gesetz 242.
Tangoreception, Echinodermen 75.
—, Reptilien 78.
Tangoreceptoren der Haut 95.
— des Menschen 94.
— bei Pflanzen 84.
— der tiefen Gewebe 120.
— bei Tieren 68.
Tanzenten 864.
Tastorgane 69.
Tastschwindel 922.
Tastsinn 94.
—, Anurenlarven 78.
—, Sinneseinrichtungen des 128.
Taubheit (psychogene) 748.
— (zusammen mit Blindheit oder Stummheit) (psychogen) 748.
—, Nachweis ein- und doppelseitiger 561.
Taubstummheit 649.
Taxie 240.
Teiltöne eines Klanges, Phase der 671.
„Telegraphendrahtreaktion" bei Vögeln 844.
Telephon, Verwendung zu akustischen Untersuchungen 536.
Telephonistenschwerhörigkeit 638.
Temperaturempfindung, Bahnen der 142.
—, Irradiation der 142.
—, Kontrasterscheinung 156.
—, Nachdauer der 156.
—, perverse 163.
—, Simultankontrast 159.
—, zeitlicher Verlauf der 142.
Temperaturen, zeitliche Unterschiedsempfindlichkeit 147.
Temperaturnerven, Adaptation der 155.
—, Hyperästhesie der 163.
Temperaturorgel 177.
Temperaturortssinn 147.
Temperaturpunkte 132.
—, Erregbarkeit der 133.
—, Untersuchungstechnik 132.
Temperaturreize bei Pflanzen 165.
—, Einwirkung auf die mechanosensiblen Nerven 139.
—, Fernwirkung der 143.
—, Reaktionszeiten der 152.
Temperaturschmerz 145.
Temperatursinn 131.
— und Nervenregeneration 160.
—, Pathologie des 161.
— (Reizbedingungen) 140.
—, Theorie des 153.
—, Verbreitung des 148.
—, Webersche Theorie 155.
Temperaturunterschiedsempfindlichkeit 146.
Tenotomie des Tensor tympani 445.
Tensorgeräusch 422.
Tensorkontraktion 424.
Tensorreflex 426, 427.
Tensor tympani 421.
Thalamustier, Haltungsreflexe beim 893.
Thermonastie 165.
Thermophon 536.
Thermotaktische Bewegungen 172.
Thermotaxien 165.
Thermotaxis bei Pflanzen 171.
— bei Tieren 173.
Thermotropismus 165.
Thigmotaxis 68, 1043.
—, positive der Evertebraten 71.
Thigmotropismus 68.
Tiefenschmerz 189.
Tieghemsche Krümmung, van 170.

Tondistanz, psychologische 707.
Tonhöhe (psychologisch) 707.
— von schwebenden Tönen 576.
— Änderungen der subjektiv empfundenen 752.
Tonigkeit 711.
Tonreihe, kontinuierliche (Bezold-Edelmann) 554.
„Tonuskurve“ und Labyrinth 839.
„Tonuslabyrinth“ 839, 912.
Tonverwandtschaft 714,
Toxikologie des Ohres 731, 737.
Trachymedusen, statische Organe der 769.
Trägheitsströmung, rotatorische der Endolymphe 988.
Tränensekretion, Versiegen der 464.
„Transfert“ bei Hörstörungen 744, 751.
Transformation der Sinne 9.
Traumatische Schwerhörigkeit 645.
Traumatonastie 91.
Traumatotaxis 93.
Traumatotropismus 84.
Triller (Hörtheorie) 682.
Trochlearis, Schädigung des — bei Mittelohrerkrankungen 465.
Trommelfell 411.
—, Anomalien 439.
—, Aufnahme der Schallschwingungen des 415.
Trommelfellmikroskop 413.
Trommelfellruptur 439.
Trommelfellspanner 421.
Trommelfellspiegelregistrierung 426.
Trommelfell, traumatische Perforationen 451.
Tropismus 240.
Tuba Eustachii 420.
Tubenverschluß 440.
Turgoränderung der Zelle 240.
Turgorkrümmungen 1016.
Typhusschwerhörigkeit 650.

Umfallen, vestibulares 951.
„Umschwungsempfindung“ 924.
Unterbrechungsschwebungen 681.
Unterbrechungston 596.
Unterdrückungserscheinungen (Geschmack) 370.
Unterschiedsempfindlichkeit für Tonigkeit 712.
Unterschiedsschwellen, akustische 567.
Unterschiedsschwellen des Drucksinnes 113.
— im Geschmackssinn 388.
Untersuchungsmethoden, chemotropische 166.
Utriculuslähmung 1014.
Utriculus maculae 1009, 1011.

Vaccinetherapie (Ohr) 735.
Vagussymptome bei Drehreizung 954.
Variationsbewegung bei Pflanzen 240, 248.
Variationstöne 596.
Vas prominens 485.
Vater Pacinische Körperchen 79, 125.
Vektionen (Bogengangsapparat) 921.
„Vertäubung“ (Hörstörung) 745.
Vertikalabweichungen der Augen, labyrinthäre 901, 964, 1011.
— der Augen nach einseitiger Labyrinthexstirpation 903.
Vertikalbewegungsempfindung 955.
Vertikaldivergenzen der Augen 811, 812.
— (Hertwig-Magendiesche) 833.
Vertikaldrehempfindung (Bogengangsapparat) 921.
Vertikalempfindung 923.
— bei galvanischer Reizung 980.
— bei kalorischer Reizung 970.
„Vertikometer“ 923.
Verwechslungsgerüche 281.
Vestibularapparat, Funktion des 797.
—, Historischer 797.
„Vestibulartisch“ nach Grahe 958.
Vibrationsempfindungen 703, 718.
Vibrationsempfindung durch adäquate und inadäquate Reize 107.
Vibrissae der Vögel 79.
Viscerale Schmerzempfindlichkeit 193.
Vögel, Mittelohr 432.
—, Tangoreceptoren 79.
Vokaldreieck 710.
Vokalformanten 710.
Vokalität 709.
Vokalitätsvalenzen 710.
Vorbeizeigen (Bárányscher Zeigeversuch) 941.
—, Augenstellungen 946.
Vorbeizeigen nach Drehreizung 942.
— bei galvanischer Reizung 983.
— bei kalorischer Reizung 977.
—, Einfluß der Kopfstellung 945.
—, durch psychische Einflüsse 947.
— durch sensible Reize 944.
—, Zentrum des 947.
Vorhofotolithen, physikalische Verhältnisse 1000.
Vorhofverletzungen im Labyrinth 840, 864.
Vorstellungen, überwertige, und Gehörsempfindung 746.

Wachstum, geotropes 1025.
— der Zelle 240.
Wachstumsbewegung der Pflanzen 240.
Wahrnehmung, Begriff der 8.
—, Grenzen der 18.
Wallersches Gesetz für den Cochlearis 655.
Wangenschleimhaut, Schmerzempfindlichkeit der 184.
Wärmefortleitungstheorie (Ohr) 974.
Wärme- und Hitzeempfindung, perverse 164.
— und Kälteneryen, Verhalten der 135.
— und Kältepunkte 131.
— und Kältepunkte, anatomisches Substrat 140.
Wärmebewegungen in der Haut 154.
Wärmeempfindung, paradoxe 138.
—, perverse 139.
Wärmehyperalgesie 163.
Warzenfortsatzoperationen, Schädigungen durch 466.
Webersches Gesetz 28, 86, 147, 242, 1019.
Weberscher Versuch 558.
Wehenschmerz 197.
Wespen, Geschmackssinn 227.
Wirbeltiere, Galvanotaxis 1046.
—, Gehörsinn der höheren 453.
—, statische Organe 777.
—, Thermotaxis 178.
Wortklangzentrum 662.
Worttaubheit 663.
Wundhormone 91.

Wundreizbarkeit bei Pflanzen 90.
Würmer, Chemoreceptoren 235.
—, Rheotaxis 81.
—, Tastreizbarkeit 70.
—, Thermotaxis 175.

„Zapfenbrett“ nach Delaye (Lageempfindung) 956.
Zecken, Thermotaxis 176.
Zehenspreizen als Labyrinthreflex 883.
Zeigeeinflüsse, richtungspezifische bei kalorischer Reizung 977.
Zeigeversuch (Bogengangsapparat) 944.
Zeit (Bestimmtheitscharakter) 48.
Zeitfehler, Sinnesphysiologie 16.
Zeitsinn 48.
Zeittheorie der akustischen Richtungswahrnehmung 612.
Zentren für die Labyrinthreflexe 904.
Zentrifugalkraft bei Geotropismus 1017.
— und Vertikalempfindung 923.
Zentrum des Vorbeizeigens 947.
„Zirkularduktionen“ (passive Rotationen) 803.
Zirkulationen (passive Bewegungen) 841.
Zoëen (Thermotaxis) 176.
Zona arcuata 486, 488.
— pectinata 486, 488.

Druck der Spamerschen Buchdruckerei in Leipzig.

Die Lebensnerven. Ihr Aufbau. Ihre Leistungen. Ihre Erkrankungen. Zweite, wesentlich erweiterte Auflage des vegetativen Nervensystems. In Gemeinschaft mit zahlreichen Fachgelehrten dargestellt von Dr. **L. R. Müller,** Professor der Inneren Medizin, Vorstand der Inneren Klinik in Erlangen. Mit 352 zum Teil farbigen Abbildungen und 4 farbigen Tafeln. (625 S.) 1924. R.M. 35.—; gebunden R.M. 36.50

Das autonome Nervensystem. Von **J. N. Langley,** Professor der Physiologie an der Universität zu Cambridge.

Erster Teil: Autorisierte Übersetzung nach dem bisher fertiggestellten I. Teil des Werkes „The autonomical nervous system" von Dr. **Erich Schilf,** Privatdozent für Physiologie, Assistent am Physiologischen Institut zu Berlin. (73 S.) 1922. R.M. 2.10

Hoppe-Seyler/Thierfelder, Handbuch der physiologisch- und pathologisch-chemischen Analyse für Ärzte und Studierende. Bearbeitet von P. Brigl-Tübingen, S. Edlbacher-Heidelberg, K. Felix-Heidelberg, R. E. Groß-Heidelberg, G. Hoppe-Seyler-Kiel, H. Steudel-Berlin, H. Thierfelder-Tübingen, K. Thomas-Leipzig, F. Wrede-Greifswald. Herausgegeben von Dr. **H. Thierfelder,** Professor der Physiologischen Chemie an der Universität Tübingen. Neunte Auflage. Mit 39 Abbildungen und 1 Spektraltafel. (1020 S.) 1924. In Moleskin gebunden R.M. 69.—

Monographien aus dem Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen und der Tiere. Herausgegeben von **M. Gildemeister**-Leipzig, **R. Goldschmidt**-Berlin, **C. Neuberg**-Berlin, **J. Parnas**-Lemberg, **W. Ruhland**-Leipzig.

Erster Band: **Die Wasserstoffionen-Konzentration,** ihre Bedeutung für die Biologie und die Methoden ihrer Messung. Von Dr. **Leonor Michaelis,** a. o. Professor an der Universität Berlin. Zweite, völlig umgearbeitete Auflage. In drei Teilen.

Teil I: **Die theoretischen Grundlagen.** Mit 32 Textabbildungen. 1922. (273 S.) Unveränderter Neudruck. 1923. Gebunden R.M. 11.—

Teil II: **Methodik.** In Vorbereitung

Teil III: **Physiologie.** In Vorbereitung

Zweiter Band: **Die Narkose** in ihrer Bedeutung für die allgemeine Physiologie. Von **Hans Winterstein,** Professor der Physiologie und Direktor des Physiologischen Instituts der Universität Rostock i. M. Zweite Auflage. In Vorbereitung

Dritter Band: **Die biogenen Amine** und ihre Bedeutung für die Physiologie und Pathologie des pflanzlichen und tierischen Stoffwechsels. Von **M. Guggenheim.** Zweite, umgearbeitete und vermehrte Auflage. (482 S.) 1924. R.M. 20.—; gebunden R.M. 21.—

Vierter Band: **Elektrophysiologie der Pflanzen.** Von Dr. **Kurt Stern** in Frankfurt a. M. Mit 32 Abbildungen. (226 S.) 1924. R.M. 11.—; gebunden R.M. 12.—

Fünfter Band: **Anatomie und Physiologie der Capillaren.** Von **August Krogh,** Professor der Zoophysiologie an der Universität Kopenhagen. In deutscher Übersetzung von Professor Dr. **U. Ebbecke** in Göttingen. Mit 51 Abbildungen. (244 S.) 1924. R.M. 12.—

Sechster Band: **Körperstellung.** Experimentell-physiologische Untersuchungen über die einzelnen bei der Körperstellung in Tätigkeit tretenden Reflexe, über ihr Zusammenwirken und ihre Störungen. Von **R. Magnus,** Professor an der Reichsuniversität Utrecht. Mit 263 Abbildungen. (753 S.) 1924. R.M. 27.—; gebunden R.M. 28.50

Siebenter Band: **Kolloidchemie des Protoplasmas.** Von Dr. **W. Lepeschkin,** früher Professor der Pflanzenphysiologie an der Universität Kasan, jetzt Professor in Prag. Mit 22 Abbildungen. (239 S.) 1924. R.M. 9.—

Achter Band: **Pflanzenatmung.** Von Dr. **S. Kostytschew,** ord. Mitglied der Russischen Akademie der Wissenschaften, Professor der Universität St. Petersburg. Mit 10 Abbildungen. (159 S.) 1924. R.M. 6.60; gebunden R.M. 7.50

Neunter und zehnter Band: **Körper- und Keimzellen.** (1. und 2. Teil.) Von Prof. Dr. **W. Harms,** Zool. Institut in Tübingen. Erscheint im Frühjahr 1926

Allgemeine Physiologie. Eine systematische Darstellung der Grundlagen sowie der allgemeinen Ergebnisse und Probleme der Lehre vom tierischen und pflanzlichen Leben. Von **A. von Tschermak.**

Erster Band: **Grundlagen der allgemeinen Physiologie.**

1. Teil: Allgemeine Charakteristik des Lebens, physikalische und chemische Beschaffenheit der lebenden Substanz. Mit 12 Textabbildungen. (290 S.) 1916. (*Dieser 1. Teil ist einzeln nicht mehr lieferbar.*)
2. Teil: Morphologische Eigenschaften der lebenden Substanz und Zellularphysiologie. Mit 109 Textabbildungen. (529 S.) 1924. R.M. 30.—

(*Für diese beiden Teile ist eine Einbanddecke hergestellt, die zum Preise von R.M. 2.40 vom Verlage bezogen werden kann.*)

Gleichzeitig sind die noch vorhandenen Exemplare des 1. Teiles des ersten Bandes mit dem 2. Teile zu einem gebundenen Bande vereinigt unter dem Titel:

Erster Band: **Grundlagen der allgemeinen Physiologie.** Mit 122 Textabbildungen. (810 S.) 1924. Gebunden R.M. 48.—

Vorlesungen über Physiologie. Von Dr. **M. v. Frey,** Professor der Physiologie und Vorstand des Physiologischen Instituts an der Universität Würzburg. Dritte, neubearbeitete Auflage. Mit 142 Textfiguren. (406 S.) 1920. R.M. 10.50; gebunden R.M. 13.30

Lehrbuch der Pflanzenphysiologie auf physikalisch-chemischer Grundlage. Von Dr. **W. Lepeschkin,** früher o. ö. Professor der Pflanzenphysiologie an der Universität Kasan, jetzt Professor in Prag. Mit 141 Abbildungen. (303 S.) 1925. R.M. 15.—; gebunden R.M. 16.50

Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. Von Dr. **S. Kostytschew,** ordentliches Mitglied der Russischen Akademie der Wissenschaften, Professor der Universität Leningrad. Erster Band: **Chemische Physiologie.** Mit 44 Textabbildungen. (576 S.) 1925. R.M. 27.—; gebunden R.M. 28.50

Umwelt und Innenwelt der Tiere. Von Dr. med. h. c. **I. v. Uexküll.** Zweite, vermehrte und verbesserte Auflage. Mit 16 Textabbildungen. (230 S.) 1921. R.M. 9.—; gebunden R.M. 12.—

Sinnesphysiologie und „Sprache" der Bienen. Von **K. v. Frisch.** (Vortrag, gehalten auf der 88. Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte zu Innsbruck am 23. September 1924. Sonderausgabe aus der Zeitschrift „Die Naturwissenschaften", Zwölfter Jahrgang.) Mit 3 Abbildungen. (27 S.) 1924. R.M. 1.20

Das Schmerzproblem. Von Dr. **A. Goldscheider,** Geh. Medizinalrat, o. Professor und Direktor der III. Med. Klinik der Universität Berlin. (95 S.) 1920. R.M. 2.—

Psychologische Forschung. Zeitschrift für Psychologie und ihre Grenzwissenschaften. Herausgegeben von **K. Koffka**-Gießen, **W. Köhler**-Berlin, **M. Wertheimer**-Berlin, **K. Goldstein**-Frankfurt a. M., **H. Gruhle**-Heidelberg.

Band 1—6 je R.M. 25.—, ab Band 7 R.M. 30.—

Erscheint zwanglos, 4 Hefte bilden einen Band.

Die Bedeutung der roten Kerne und des übrigen Mittelhirns für Muskeltonus, Körperstellung und Labyrinthreflexe. Von Dr. **G. G. J. Rademaker,** Utrecht. Ins Deutsche übertragen von Dr. **E. Le Blanc,** Privatdozent an der Universität Hamburg. Mit 212 Abbildungen. („Monographien aus dem Gesamtgebiete der Neurologie und Psychiatrie", Bd. 44.) (346 S.) 1926. R.M. 27.—

Spezielle pathologische Anatomie und Histologie des Gehörorgans. Bearbeitet von A. Eckert-Möbius, M. Koch, W. Lange, H. Marx, H. G. Runge, O. Steurer, K. Wittmaack, herausgegeben von **K. Wittmaack.** Mit 640 Abbildungen. („Handbuch der speziellen pathologischen Anatomie und Histologie", Bd. XII.) (814 S.) 1926. R.M. 84.—; gebunden R.M. 87.—

JAN -5 '50.

SEP 11 1970

SEP 26 1973

DEC 2 4 1982

Jan 19, 1983

F31 Bethe, A. 68379
B56 Handbuch der normalen
v.11 und pathologischen

68379

G.E.STECHERT & Co
(ALFRED HAFNER)
NEW YORK